

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

UTILISATION DE L'ESPACE ET DES RESSOURCES CHEZ UN CARNIVORE
TERRESTRE DE L'ARCTIQUE : LE RENARD POLAIRE

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE EXTENSIONNÉ DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
ARNAUD TARROUX

JUILLET 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

Remerciements

Je remercie mon directeur, Dominique Berteaux, et mon codirecteur, Joël Bêty, de m'avoir offert non seulement l'opportunité de ce projet de doctorat, mais aussi le financement qui m'a permis de le mener à bien. Je tiens à remercier les membres de mon jury de thèse : Jonathan Verreault (Université du Québec à Montréal), James D. Roth (University of Manitoba), Martin-Hugues St-Laurent (Université du Québec à Rimouski).

En m'annonçant l'acceptation de ma candidature, Dominique m'avait écrit : « *On espère que tu viendras passer quelques années avec nous et je suis certain que ce serait pour toi quelques années de découvertes extraordinaires (le mot n'est pas trop fort).* » Finalement, ces *quelques années* sont devenues cinq années et demie, mais, me direz-vous, « y'a rien là! Ça ne couvre même pas deux cycles de lemmings complets! ». Certes, mais pas loin... Au sujet des découvertes, le mot n'était effectivement pas trop fort. Durant ces *quelques années*, j'ai appris énormément (probablement plus que je ne peux vraiment le réaliser) : cela n'aurait pas été le cas sans votre soutien et vos conseils, Dominique et Joël. Votre connaissance de la réalité complexe du travail de terrain et votre vision large de la recherche en écologie ont été des atouts essentiels, tout comme votre attitude positive et enthousiaste. Je pense aussi devoir le fait d'avoir obtenu ce projet à d'autres personnes qui m'ont pris sous leur aile quelques temps et m'ont apporté une expérience qui a su faire la différence : Richard Sears, Thomas Doniol-Valcroze et Christian Ramp, du Centre de Recherche des îles Mingan.

Un projet impliquant autant de travail de terrain et de laboratoire ne pourrait aboutir sans l'aide de nombreuses autres personnes, en particulier les étudiants et assistants du « projet renard » à Bylot ou à Rimouski : Adam, Aurélie, Bénédicte, Benoît, Bernie, Cassandra, Catherine-Alexandra, Daniel, David, Élisabeth, Enook, François, Guillaume, Hélène, Jennifer, Marie-Andrée, Sandra, Sébastien. Merci à Cédric, Émilie, François, Jean-François, Laura, Manon, Martin, Maude, Meggie, Pierre-Yves, pour la collecte opportuniste, mais tellement importante, de données. Merci enfin à Gilles Gauthier et Marie-Christine Cadieux, de l'Université Laval, ainsi que Carey Elverum et Andrew Maher de Parcs Canada, pour leur aide avec la logistique.

Je tiens à remercier le personnel du département de biologie de l'UQAR, en particulier Louise Amyot, Danie Massé et Pauline Dubé, qui m'ont très souvent aidé à retrouver mon chemin dans le labyrinthe administratif de la thèse et ce, toujours avec sérieux mais surtout avec beaucoup de bonne humeur. Merci aussi à mes deux colocataires de bureau,

Yanick et Patrick, et à tous les membres du labo Berteaux-Bêty pour les discussions autour des projets de chacun. Plusieurs personnes m'ont aidé dans les analyses à un moment ou à un autre et je les en remercie : M Basille, A Caron, N Casajus, D Ehrich, P Fauchald, E Fuglei, S Hamel, R A Ims, N Lecomte, A Mosnier et G Yoccoz.

Dans les dernières années, j'ai eu la chance de passer beaucoup de temps à l'Université de Tromsø, en Norvège. Merci, Dominique, de m'avoir encouragé à faire ce premier séjour en 2009, ainsi qu'à Karine Lacoste et Régis Beaulieu, de l'UQAR, et Astrid Brokke de l'Université de Tromsø, de m'avoir aidé (avec succès) dans de multiples démarches pour trouver les financements qui ont rendu ces séjours possibles. Merci aussi à Gilles Yoccoz et Rolf Ims ainsi qu'à tout le groupe de « IB » (Ellen-Katrine, Virve, Siw, John-André, Kari Anne, Sandra, Ingrid, Laffen, Niko, Dorothée et Rolf) de m'avoir accueilli si chaleureusement dans leur équipe, et d'avoir su trouver un excellent moyen de m'intégrer socialement... Niko et Dorothée, c'était un plaisir de travailler avec vous : j'ai appris beaucoup à vos côtés, mais je garde en plus d'excellents souvenirs des ballades, copieux repas (*NOT lipid-extracted*) et autres bons moments que vous m'avez faits partager. Je compte bien ne pas en rester là! Merci aussi Niko pour ton aide et tes bons conseils (sauf en ce qui concerne la pêche à la morue...). Sandra, ton énergie et ton éternelle bonne humeur ont rendu nos quelques « périodes de colocation de bureau » extrêmement agréables, sans parler des belles randonnées à ski. À quand la prochaine?

Merci à ma famille, mes parents, mon frère et à Jacques pour leur soutien durant toutes ces années loin d'eux. Merci de m'avoir aidé financièrement tout au long de ces études, et de m'avoir poussé dans les périodes de doute et finalement d'avoir partagé avec moi la joie des bons moments et des découvertes.

Eevani. Ton soutien et ta compréhension ont été exceptionnels durant ces longs mois de rédaction. J'ai beaucoup apprécié ton écoute et ton objectivité, en dépit des inévitables moments un peu difficiles que nous avons traversés. Tu m'as énormément aidé et je tâcherai d'être à la hauteur lorsque ton tour viendra, bientôt, d'écrire une thèse. Kiitos kiitos, rakkaani! Elämä ei ole niin onttoa, tiedät...

Nombreux sont les organismes qui ont soutenu financièrement ou logistiquement les différents aspects de ma recherche de doctorat. Ces organismes sont remerciés à la fin de chacun des chapitres auxquels ils ont contribué.

Avant-Propos

Cette thèse a été rédigée sous la forme de manuscrits en anglais, soumis ou préparés en vue d'une soumission à une revue scientifique avec comité de lecture. La présentation sous forme de manuscrit rend inévitable la redondance d'une partie de l'information, notamment en ce qui a trait à la méthodologie employée. Les annexes propres à chacun des chapitres ont été regroupées à la fin du document, avant les références bibliographiques, mais sont elles aussi en anglais puisqu'elles seront soumises pour publication avec les manuscrits.

Ce travail, réalisé sous la direction du Professeur Dominique Berteaux (UQAR) et la codirection du Professeur Joël Bêty (UQAR), est le fruit de cinq années et demie de travail. Bien que plusieurs coauteurs aient participé à l'élaboration des manuscrits, l'auteur de la thèse en est le contributeur principal. Le détail des contributions individuelles est présenté sur la page titre de chacun de ces chapitres.

Je remercie mon directeur, Dominique Berteaux, et mon codirecteur, Joël Bêty, de m'avoir offert non seulement l'opportunité de ce projet de doctorat, mais aussi le financement qui m'a permis de le mener à bien. Je tiens à remercier les membres de mon jury de thèse : Jonathan Verreault (Université du Québec à Montréal), James D. Roth (University of Manitoba), Martin-Hugues St-Laurent (Université du Québec à Rimouski).

En m'annonçant l'acceptation de ma candidature, Dominique m'avait écrit : « *On espère que tu viendras passer quelques années avec nous et je suis certain que ce serait pour toi quelques années de découvertes extraordinaires (le mot n'est pas trop fort).* » Finalement, ces *quelques années* sont devenues cinq années et demie, mais, me direz-vous, « y'a rien là! Ça ne couvre même pas deux cycles de lemmings complets! ». Certes, mais pas loin... Au sujet des découvertes, le mot n'était effectivement pas trop fort. Durant ces *quelques années*, j'ai appris énormément (probablement plus que je ne peux vraiment le réaliser) : cela n'aurait pas été le cas sans votre soutien et vos conseils, Dominique et Joël. Votre connaissance de la réalité complexe du travail de terrain et votre vision large de la recherche en écologie ont été des atouts essentiels, tout comme votre attitude positive et enthousiaste. Je pense aussi devoir

le fait d'avoir obtenu ce projet à d'autres personnes qui m'ont pris sous leur aile quelque temps et m'ont apporté une expérience qui a su faire la différence : Richard Sears, Thomas Doniol-Valcroze et Christian Ramp, du Centre de Recherche des îles Mingan.

Un projet impliquant autant de travail de terrain et de laboratoire ne pourrait aboutir sans l'aide de nombreuses autres personnes, en particulier les étudiants et assistants du « projet renards » à Bylot ou à Rimouski : Adam, Aurélie, Bénédicte, Benoît, Bernie, Cassandra, Catherine-Alexandra, Daniel, David, Élisabeth, Enook, François, Guillaume, Hélène, Jennifer, Marie-Andrée, Sandra, Sébastien. Merci à Cédric, Émilie, François, Jean-François, Laura, Manon, Martin, Maude, Meggie, Pierre-Yves, pour la collecte opportuniste, mais tellement importante, de données. Merci enfin à Gilles Gauthier et Marie-Christine Cadieux, de l'Université Laval, ainsi que Carey Elverum et Andrew Maher de Parcs Canada, pour leur aide avec la logistique.

Je tiens à remercier le personnel du département de biologie de l'UQAR, en particulier Louise Amyot, Danie Massé et Pauline Dubé, qui m'ont très souvent aidé à retrouver mon chemin dans le labyrinthe administratif de la thèse et ce, toujours avec sérieux, mais surtout avec beaucoup de bonne humeur. Merci à Jonathan Coudé pour son aide dans les laboratoires. Merci aussi à mes deux coloc de bureau, Yanick et Patrick, et à tous les membres du labo Berteaux-Bêty pour les discussions autour des projets de chacun. Plusieurs personnes m'ont aidé dans les analyses à un moment ou à un autre et je les en remercie : M. Basille, A. Caron, N. Casajus, D. Ehrich, P. Fauchald, E. Fuglei, S. Hamel, R. A. Ims, N. Lecomte, A. Mosnier et G. Yoccoz.

Dans les dernières années, j'ai eu la chance de passer beaucoup de temps à l'Université de Tromsø, en Norvège. Merci, Dominique, de m'avoir encouragé à faire ce premier séjour en 2009, ainsi qu'à Karine Lacoste et Régis Beaulieu, de l'UQAR, et Astrid Brokke de l'Université de Tromsø, de m'avoir aidé (avec succès) dans de multiples démarches pour trouver les financements qui ont rendu ces séjours possibles. Merci aussi à Gilles Yoccoz et Rolf Ims ainsi qu'à tout le groupe de « IB » (Ellen-Katrine, Virve, Siw, John-André, Kari Anne, Sandra, Ingrid, Laffen, Niko, Dorothée et Rolf) de m'avoir accueilli si chaleureusement dans leur équipe et d'avoir su trouver un excellent moyen de m'intégrer socialement... Niko et Dorothée, c'était un plaisir de travailler avec vous : j'ai appris beaucoup à vos côtés, mais je garde en plus d'excellents souvenirs des ballades, copieux repas (*NOT lipid-extracted*) et autres bons moments que vous m'avez fait partager. Je compte bien ne pas en rester là! Merci aussi Niko pour ton aide et tes bons conseils (sauf en ce qui concerne la pêche à la morue...). Sandra, ton énergie et ton éternelle bonne humeur ont rendu

nos quelques « périodes de colocation de bureau » extrêmement agréables, sans parler des belles randonnées à ski. À quand la prochaine?

Merci à ma famille, mes parents, mon frère et à Jacques pour leur soutien durant toutes ces années loin d'eux. Merci de m'avoir aidé financièrement tout au long de ces études, de m'avoir poussé dans les périodes de doute et finalement d'avoir partagé avec moi la joie des bons moments et des découvertes.

Eevani. Ton soutien et ta compréhension ont été exceptionnels durant ces longs mois de rédaction. J'ai beaucoup apprécié ton écoute et ton objectivité, en dépit des inévitables moments un peu difficiles que nous avons traversés. Tu m'as énormément aidé et je tâcherai d'être à la hauteur lorsque ton tour viendra, bientôt, d'écrire une thèse. Kiitos kiitos, rakkaani! Elämä ei ole niin onttoa, tiedät...

Nombreux sont les organismes qui ont soutenu financièrement ou logistiquement les différents aspects de ma recherche de doctorat. Ces organismes sont remerciés à la fin de chacun des chapitres auxquels ils ont contribué.

TABLE DES MATIÈRES

Liste des figures.....	xiii
Liste des tableaux.....	xvii
Résumé.....	xix

CHAPITRE I

Introduction générale.....	1
1.1 Contexte d'étude des écosystèmes terrestres arctiques	1
1.1.1 Définition des notions utilisées	1
1.1.2 Productivité et liens trophiques avec d'autres écosystèmes	4
1.1.3 Rôle des prédateurs dans la structuration des réseaux trophiques terrestres arctiques	7
1.1.4 Impacts des changements climatiques sur les écosystèmes arctiques	8
1.2 Modèle d'étude, objectifs et hypothèses	9
1.2.1 Modèle d'étude : le renard polaire.....	9
1.2.2 Objectifs généraux et hypothèses de recherche.....	14
1.3 Méthodologie	18
1.3.1 Population et zone d'étude : suivi à long terme sur l'île Bylot	19
1.3.2 Suivi satellite Argos	22
1.3.3 Analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote en écologie.....	28
1.4 Plan de la thèse	31

CHAPITRE II

Northern nomads: ability for extensive movements in adult arctic foxes..... 33

2.1 Introduction	35
2.2 Methods.....	36
2.2.1 Study area	36
2.2.2 Capture and satellite tracking	36
2.2.3 Data processing and analyses	37
2.3 Results	38
2.4 Discussion.....	41
2.4.1 Navigational abilities	43
2.4.2 Foraging ecology	43
2.4.3 Lemming cycles.....	44
2.4.4 Gene flow among populations.....	45

CHAPITRE III

Seasonal variation in space use patterns of an arctic terrestrial carnivore: resource abundance influences summer home range size and winter movements 47

3.1 Introduction	50
3.2 Material and methods	52
3.2.1 Study area	52
3.2.2 Capture and satellite tracking of animals.....	52
3.2.3 Filtering of location data.....	54
3.2.4 Calculation of home range area and distance to home range.....	55
3.2.5 Effect of food abundance on summer home range and core areas	57
3.2.6 Effect of food abundance on winter foraging distance	59
3.2.7 Lévy walk pattern in winter movements	60

3.3 Results	61
3.3.1 Effect of food abundance on summer home ranges and core areas.....	61
3.3.2 Temporal variation in ranging behaviour	64
3.3.3 Winter foraging movements	67
3.4 Discussion.....	69
3.4.1 Effect of food abundance on summer home range and core areas	70
3.4.2 Temporal variation in ranging behaviour	71
3.4.3 Winter foraging movements	72

CHAPITRE IV

Sensitivity of stable isotope mixing models to variation in isotopic ratios: evaluating consequences of lipid extraction

4.1 Introduction.....	78
4.2 Material and methods	81
4.2.1 Case studies	81
4.2.2 Mixing models and diet reconstruction	83
4.2.3 Simulating the effects of lipid extraction on diet estimates.....	83
4.3 Results	85
4.3.1 Effect of lipid extraction on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$	85
4.3.2 Effect of lipid extraction on estimates of diet composition.....	87
4.3.3 Simulating effects of lipid extraction on diet estimates	89
4.4 Discussion.....	90
4.4.1 Effect of lipid extraction on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$	90
4.4.2 Effect of lipid extraction on estimates of diet composition.....	92
4.4.3 Sensitivity of diet estimates to shifts in isotope ratios.....	95

CHAPITRE V

The marine side of a terrestrial carnivore: intra-population variation in use of allochthonous resources by arctic foxes..... 99

5.1 Introduction	102
5.2 Material and methods	104
5.2.1 Study population.....	104
5.2.2 Sampling design	105
5.2.3 Isotopic analysis	107
5.2.4 Diet reconstruction using mixing models.....	107
5.2.5 Modeling individual $\delta^{15}\text{N}$	110
5.3 Results	112
5.3.1 Population isotopic niche and individual variation in resource use.....	112
5.3.2 Effects of individual characteristics on resource use.....	113
5.3.3 Lemming cycles and resource use at the individual level.....	113
5.4 Discussion.....	116
5.4.1 Population isotopic niche and individual variation in resource use.....	117
5.4.2 Causes of individual variation in resource use	119
5.4.3 Cycling lemmings and population trophic niche	121
5.4.4 Potential impacts of allochthonous inputs on the arctic tundra's food web	121

CHAPITRE VI

Conclusion générale..... 125

6.1 Contexte, originalité de l'étude et rappel des objectifs	125
6.1.1 Contexte.....	125
6.1.2 Originalité de l'étude.....	126
6.1.3 Rappel des objectifs.....	127

6.2 Principaux résultats	129
6.2.1 Capacité de mouvement et fréquence des déplacements extrêmes	129
6.2.2 Variation spatio-temporelle d'abondance des ressources et patrons annuels d'utilisation de l'espace.....	131
6.2.3 Sensibilité d'un modèle Bayésien de mélange isotopique.....	138
6.2.4 Variation saisonnière de la niche trophique populationnelle et individuelle....	139
6.3 Portée de l'étude.....	144
6.4 Limitations de l'étude et extrapolation des résultats	146
6.4.1 Taille d'échantillonnage pour le suivi satellite.....	146
6.4.2 Précision des données Argos	146
6.4.3 Cyclicité du système et durée de l'étude	147
6.4.4 Distribution spatio-temporelle des proies.....	147
6.5 Perspectives.....	149
6.5.1 Renards marins et renards terrestres.....	149
6.5.2 Liens trophiques indirects	150
6.5.3 Associer suivi satellite et analyse isotopique	152
6.5.4 Conclusion : élargir ces résultats à plus vaste échelle écologique.....	153
 Annexes.....	 155
 Références bibliographiques.....	 175

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Schéma simplifié d'un réseau trophique basé sur les plantes, typique de la toundra du Haut-Arctique canadien. Les lignes continues appuyées indiquent les liens trophiques qui ont une influence directe sur les populations de lemmings; les lignes pointillées indiquent ceux qui ont une influence indirecte. Figure tirée de Ims et Fuglei (2005), basée sur une figure originale de Krebs <i>et al.</i> (2003). Ce schéma n'inclut pas les liens potentiels avec les écosystèmes marins.....	5
1.2 Prédications basées sur l'hypothèse de l'exploitation des écosystèmes (Oksanen <i>et al.</i> , 1981; Oksanen <i>et al.</i> , 2000), présentant les biomasses relatives attendues dans trois niveaux trophiques (plantes, herbivores et prédateurs) en fonction de la productivité primaire dans un écosystème donné (Figure tirée de Gauthier, Bêty <i>et al.</i> , 2004b). Chaque nombre indique combien de niveaux trophiques sont présents, toujours selon le modèle.....	6
1.3 Renard polaire adulte en pelage d'été, photographié sur l'île Bylot (73°N, 80°O) Nunavut, en août 2008. Sur Bylot, la masse moyenne des renards adultes est de 3.0 ± 0.3 kg (\pm écart type) pour les femelles (N=43 individus), et 3.6 ± 0.4 kg pour les mâles (N=49 individus), données des années 2003-2010 (Dominique Berteaux, Université du Québec à Rimouski, données non publiées).....	10
1.4 Emplacement de l'aire d'étude, dans la plaine Sud de l'île Bylot (73°N, 80°O), Nunavut. Les triangles noirs représentent toutes les tanières de renards qui étaient connues et suivies durant la période 2003-2008. La zone grisée représente l'étendue approximative de la colonie de nidification de la grande oie des neiges, au sein de la zone d'étude de 520 km ² . Les contours bleus représentent la zone approximative de la limite de la banquise (floe edge) au printemps (Gagnon & Berteaux, 2009).....	21
1.5 Renard polaire adulte marqué avec quatre étiquettes d'oreilles, suivant une combinaison unique de couleurs et de numéros permettant l'identification ultérieure. On eut remarquer le début de la mue estivale sur le museau et le crâne.....	22

1.6 Emplacement relatif des trois positions-test utilisées pour estimer l'erreur de localisation de 12 colliers Argos suivant le pourcentage de couverture céleste cachée par le relief. Les courbes représentent les courbes de niveau (espacées de 10 m) et les zones grisées sont des plans d'eau. Test 1 : bonne [66%-100%]; Test 2 : intermédiaire [33%-66%]; Test 3 limitée [0%-33%]. L'extrémité de chaque flèche indique l'emplacement de la position-test estimée par GPS.	25
1.7 Proportion des positions estimées dans chaque classe de localisation (LC), en fonction de la couverture céleste correspondant à chaque position test (mai 2007), ainsi que pour des données de suivi de renards (juin à août 2007) sur l'île Bylot, Nunavut.	27
1.8 Erreur moyenne de positionnement (en mètres \pm intervalle de confiance à 95%) par le système Argos relativement à trois positions de référence (Test), estimée pour les trois meilleures classes de localisations (LC). Chaque position test correspond à un niveau de visibilité (couverture céleste) différent, indiqué entre crochets. Résultats basés sur les données de 12 colliers déployés sur l'île Bylot, Nunavut, Canada, en mai 2007. Les nombres à l'intérieur des histogrammes indiquent la taille d'échantillonnage dans chaque LC et à chaque position test ($N_{\text{total}}=360$ localisations).	27
2.1 Locations and estimated straight-line movements of one female (continuous line) and one male (dashed line) adult arctic fox tracked using satellite telemetry in the Eastern Canadian Arctic from 17 July 2008 to 17 July 2009. Time intervals between successive locations were approximately 24h (17 July 2008-15 August 2008) or 48h (15 August 2008-17 July 2009). The extreme distance, i.e., distance between the two outermost locations along a given movement path (Frafjord <i>et al.</i> , 1992), was 852 km for the female and 675 km for the male. Map projection is Canada Albers Equal-Area Conic, NA	40
2.2 Monthly average (\pm SE) distances from previous summer home ranges (upper panel) and monthly average (\pm SE) travel rates (lower panel) for two adult arctic foxes tracked using satellite telemetry in the Eastern Canadian Arctic, July 2008-July 2009. In the upper panel, all distance values smaller than 10 km are considered to be very close to the previous year's home range and are indicated by a star (*).	41
3.1 Map of our study area (73°N, 80°W) showing the extent of the greater snow goose nesting colony (in 2007) on Bylot Island, Nunavut, Canada. Extent of the colony in subsequent years can be found in appendix 3.3.	53
3.2 Relationship between lemming abundance index (ind/100 trap nights) and home range size (MCP90) of adult arctic foxes situated close (filled circles, continuous regression line: $R^2=0.005$; $F=0.005$; $d.f.=1,11$; $p=0.9$) or far (open circles, dashed regression line: $R^2=0.83$; $F=52.1$; $d.f.=1,11$; $p<0.0001$) on Bylot Island, Nunavut, Canada.	63

3.3 Relationship between home range size (MCP90) of paired female and male arctic foxes breeding on Bylot Island, Nunavut, Canada. Data are from five pairs, including one which was tracked for two years. Circles for individuals of a breeding pair having similar home range sizes should lie on the diagonal.....	64
3.4 Monthly average distance to home range (DHR) from previous summer home range for female (black) and male (grey) arctic foxes on Bylot Island, Nunavut. Plain lines show the mean and dotted lines show mean + 1SD. See appendix 3.1 and 4 for details about individual movements. Shaded areas represent the Winter and Spring periods, during which Bylot is surrounded by sea ice. Two outlier individuals with exceptionally extensive movements (M6 and F7), are not included here.....	65
3.5 Examples of two individual time series of distance from relocations to summer home range (DHR), showing typical behaviour of (a) resident and (b) nomadic foxes on Bylot Island, Nunavut. Movements are mapped for descriptive purpose. Figure presenting the temporal variation in DHR for all individuals can be found in appendix 3.4.....	66
3.6 Average distances from the summer home range for each trip outside the home range in winter, depending on the phase of the lemming cycle in winter and distance to the goose colony (Far or Close, see methods for details). Bars show the medians, boxes the interquartile range (IQR) and whiskers extend to 1.5 x IQR of the distribution. Black dots are outliers in the distribution. Number of trips and number of individuals (between parentheses) are indicated under boxes.	68
4.1 Scatterplots of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (\pm SD) values for consumers (closed symbols) and prey (open symbols) for bulk tissues (left column) and lipid-extracted tissues (right column) in three trophic systems. To facilitate interpretation, dotted lines show the convex hull around potential sources, that we defined as mixing polygons (descriptive purpose only). Animal tissue used for SIA is muscle, unless otherwise specified in the legend. Consumers are represented as single individuals and discrimination factors were subtracted from their isotopic ratios (see Material & Methods for further details).....	86
4.2 Diet reconstruction outputs from <i>siar</i> mixing models: for each source, we show median (white dot) 50, 75 and 95% credibility intervals (respectively dark gray, light gray, and white boxes) of the posterior probability distributions of proportions in diet, when using bulk tissue (B) and lipid extracted (LE) samples.	88
4.3 Summary diagram of the logical steps suggested when addressing issues of lipid extraction in stable isotope analysis and dietary reconstruction. It can be approached at three different scales, from the individual source (left) to the mixing space (middle), and finally to	

the trophic system (right). Following these steps should allow a better understanding of the biological significance of the effects of lipid extraction at each of these levels. 95

5.1 Locations of capture sites for breeding (●) or non-breeding (○) arctic foxes, as well as the estimated average extent of the goose nesting colony within our research area on Bylot Island (73°N, 80°W), Nunavut, Canada. 106

5.2 *Upper panel*: Isotopic bi-plots ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) of arctic foxes sampled between 2003 and 2008 and their potential prey. Dashed grey lines show the 95% CI dispersion ellipses based on standard deviation of foxes' isotopic ratios for each period during the pup-rearing season (for descriptive purposes only). For sample sizes of prey see appendix 5.2. Spring: foxes sampled from mid-May to mid-June; Early-summer: mid-June to mid-July; Mid-summer: foxes sampled mid-July to mid-August. *Lower panel*: Corresponding *siar* output distributions of the relative proportion of marine sources (seal) in the reconstructed diet of each individual and by period. We show the mean (white dot) as well as the 50, 75, and 95% credibility intervals (respectively dark gray, light gray, and white boxes) of the *siar* posterior probability distributions. For each period, continuous and dotted lines show the mean and 95% credibility intervals at the population level. 109

5.3 Average $\delta^{15}\text{N}$ (‰ \pm SE) of arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, based on their breeding status and period of the pup-rearing season. Spring: foxes were sampled from mid-May to mid-June; Early-summer: foxes sampled mid-June to mid-July; Mid-summer: foxes sampled mid-July to mid-August. Numbers on the graph indicate sample sizes and data from year 2003 to 2008 were pooled together. 115

5.4 Proportion of breeding foxes captured as a function of the index of lemming density. Original data were fitted with a logistic regression model (black curve). Sample sizes are available in appendix 5.1. We used only years 2004-2008, because number of captures were too small in 2003 to estimate reliably the proportion of breeders. 116

6.1 Représentation schématique des principaux résultats de cette thèse, mettant en évidence le renard polaire en tant que lien trophique entre trois écosystèmes (terrestre arctique, terrestre tempéré et marin arctique). Les flèches en trait continu et les signes associés représentent les effets des facteurs (par exemple abondance des lemmings) sur les variables dépendantes que nous avons mesurées (par exemple la taille du domaine vital). Les flèches en pointillés, assorties d'un point d'interrogation, indiquent les effets potentiels que nous n'avons pas pu tester (effet du statut reproducteur) ou bien des liens trophiques indirects qui pourraient exister entre les proies marines et les proies terrestres. 151

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
3.1 Areas (km ²) of Minimum Convex Polygons (MCP) calculated at several levels for each individual and year. Home range size of female F7 in summer 2009 was not included because she was out of the research area. All MCP90 that were not overlapping the snow goose colony during a given year (Appendix 3.3) were considered as far from it. Superscript letters identify individuals of a same breeding pair.	56
3.2 REML parameter values estimated for the effect of fixed factors on summer home range area (MCP90), with 95% Credibility Interval, for the general linear mixed-effects model that received best support (Appendix 3.5). The fixed intercept represents the estimated average MCP90 for foxes whose home range is Close to the goose colony (<i>Goose</i>) for a value of the index of lemming abundance (<i>Lemming</i>) of 0 lemmings per 100 trap nights. $\psi R^2_{adj} = 0.46$..	62
3.3 REML parameter values estimated for the effect of fixed factors on summer core areas (MCP50), with 95% Credibility Interval, for the general linear mixed-effects model that received best support (Appendix 3.5). The fixed intercept represents the estimated average MCP50 for foxes whose home range is close to the colony (<i>Goose</i>) for a value of 0 for the index of lemming abundance (<i>Lemming</i>). $\psi R^2_{adj} = 0.39$	62
3.4 REML parameter estimates for the effect of fixed factors on mean distance (normalized) (HR _{dist}) to the home range (with 95% Credibility Interval), for the linear mixed-effects model that received best support and was the most parsimonious (Appendix 3.6). The fixed intercept represents the estimated mean distance from the home range during a trip undertaken in Winter (<i>Season</i>), for foxes whose home range is Close to the goose colony (<i>Goose</i>) and during the Increasing phase of the lemming abundance cycle (<i>Lemming</i>). The estimates were back-transformed in original units (km) to ease interpretation of effect sizes. $\psi R^2_{adj} = 0.41$..	68
3.5 Estimated Lévy index values (μ) for the 12-hour interpolated movements of 16 adult arctic foxes in Winter and Spring on Bylot Island, Nunavut, Canada. Lévy index was calculated following the log-binning normalization method of Sims et coll. (2007). Lévy walks are characterized by μ values in the range of $1 < \mu \leq 3$. Asterisks identify individuals whose 95% confidence interval was in the range of values showing good evidence for Lévy walks patterns. N = Number of interpolated steps used. Interpolation procedure is described in Material and Methods. The results were sorted by increasing μ values.	69

4.1 Mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ($\text{‰} \pm \text{SD}$) estimates from bulk tissue, mean shifts in C:N ratios, and mean shifts in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ($\text{‰} \pm \text{SD}$) following lipid extraction in samples of consumers (underlined) and their food sources from three trophic systems.	82
4.2 Table adapted from the output generated by Fatsim simulations on the Norwegian dataset (Case study #3). Each line corresponds to a specific combination of shifts in $\delta^{13}\text{C}$ for the tissues of consumer and prey. For each combination, the right-hand column indicates the corresponding maximum absolute change in mean proportion for any of the sources in the reconstructed diet. Lines were ranked from smallest to largest maximum effects of LE on mean proportions in reconstructed diet. Line #23 (bold) corresponds, in terms of shifts in isotopic ratios, to the situation we obtained after extracting lipids from our samples (see results).	91
4.3 Summary of the characteristics of a given trophic system and the corresponding relative effect that isotopic shifts can have on diet estimates.	93
5.1 Mean, 95 % confidence interval (CI), and range of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) values of all samples pooled by period (n =sample size). The mean distance to the centroid (CD) is also indicated for each period.	114
5.2 Mixed-effects model selection using ML, for nitrogen isotopic ratio ($\delta^{15}\text{N}$ ‰) in adult arctic foxes on Bylot Island, Nunavut. k =number of parameters; <i>LogLik</i> = Log-likelihood. Model parameters: <i>Breeding</i> =breeding status, <i>Goose</i> = distance to goose colony (close/far), <i>Lemming</i> =Index of lemming density (nb/100 trap-nights), <i>Period</i> =Time period (Spring, Early-summer, or Mid-summer), <i>Sex</i> (male or female). See main text and appendix 5.2 for details.	114
5.3 Parameter values estimated (in $\text{‰} \delta^{15}\text{N}$, with 95% Credibility Interval), for the general linear mixed-effects model that received best support (Table 5.2). Model was fitted using REML. The fixed intercept represents the estimated average $\delta^{15}\text{N}$ in Spring (<i>Period</i>), for Females (<i>Sex</i>) that were Breeding (<i>Breeding</i>) and Close to the colony (<i>Goose</i>).	115

Résumé

Les écosystèmes arctiques sont caractérisés par une productivité végétale réduite, une structure trophique relativement simple et des variations cycliques d'abondance de certaines proies et de leurs prédateurs. Le renard polaire, de par sa position au sommet de la chaîne alimentaire, a un impact sur plusieurs espèces de proies, mais est aussi, en retour, influencé par leurs fluctuations d'abondance. Ce prédateur utilise aussi des ressources en provenance d'écosystèmes des régions tempérées, en consommant les oies des neiges qui s'y nourrissent et accumulent de l'énergie avant de venir se reproduire dans l'Arctique. L'utilisation de ressources d'origine marine (phoques) a été aussi rapportée. Ces apports de ressources extérieures (ressources allochtones) pourraient expliquer en partie la permanence de plusieurs espèces de prédateurs dans l'écosystème de toundra arctique, en dépit d'une faible productivité primaire. Face aux changements climatiques, dont les premiers effets se font déjà sentir dans les régions polaires, il a été récemment suggéré d'accroître les efforts de recherche sur la dynamique trophique des écosystèmes arctiques. Ce projet de thèse s'inscrit dans cette démarche en se concentrant sur l'étude d'un des carnivores terrestres arctiques les plus répandus à l'échelle circumpolaire. En utilisant ces différentes ressources, dont l'abondance varie fortement dans le temps et dans l'espace, le renard polaire serait un facteur important de structuration des réseaux trophiques terrestres en Arctique. L'objectif général était de mieux comprendre, à travers l'étude des patrons d'utilisation de l'espace et des ressources chez le renard polaire, comment ce prédateur parvient à connecter les réseaux trophiques d'écosystèmes distincts. Cette étude concerne une population suivie intensivement depuis 2003 sur l'île Bylot (73°N, 80°O) dans le parc national du Canada de Sirmilik, Nunavut. Les trois objectifs spécifiques étaient de:

- 1) déterminer la capacité de mouvement et d'utilisation de la banquise par le renard polaire au cours d'un cycle annuel complet, afin d'évaluer son potentiel d'utilisation des ressources marines qui s'y trouvent;
- 2) quantifier et comparer les domaines vitaux individuels en été (lorsque la banquise est absente) et en hiver (lorsque la banquise est présente) afin de tester des hypothèses sur les patrons de mouvements en fonction de l'accessibilité aux ressources marines;
- 3) mesurer la diversité du régime alimentaire (niche trophique) à deux échelles, populationnelle et individuelle, afin d'identifier les mécanismes expliquant les variations interindividuelles d'utilisation des ressources d'origine terrestre ou marine.

L'étude de l'utilisation de l'espace (objectifs 1 et 2) est basée sur les données de mouvements à grande échelle spatiotemporelle, récoltées par suivi satellite Argos. L'étude de l'utilisation des ressources (objectif 3) est basée sur l'analyse des signatures isotopiques du carbone et de l'azote. Ceci a permis de déterminer l'assimilation des ressources en lien avec l'utilisation de l'espace par le renard polaire. Le premier chapitre répond à l'objectif 1 en démontrant et en quantifiant, pour la première fois, l'exceptionnelle capacité de déplacement dont peut faire preuve cette espèce, à la fois en terme de vitesse (jusqu'à 90 km par jour) mais aussi de la distance parcourue (4,500 km en 5 mois). Ces résultats montrent que cette espèce extrêmement mobile peut facilement utiliser la banquise pour y trouver des ressources

marines. Le deuxième chapitre répond à l'objectif 2 en montrant que les domaines vitaux individuels ne varient pas tous au cours d'une même année : certains individus agrandissent leur domaine vital en hiver pour y inclure une grande proportion de banquise, alors que d'autres le maintiennent à peu près constant et centré sur la terre ferme. Mais tous semblent utiliser la banquise à un moment ou un autre de l'hiver. Afin de mieux répondre à l'objectif 3, nous avons ajouté un chapitre portant sur une question technique cruciale et reliée à la méthode d'analyse des isotopes stables. En se basant sur cette méthode, qui est de plus en plus utilisée en écologie, le troisième chapitre propose une méthode d'analyse de la sensibilité d'un modèle de mélange bayésien aux variations des rapports isotopiques. Cette approche permet de mieux anticiper, dans un système donné, les effets de ces variations sur l'interprétation biologique des relations trophiques. Le quatrième chapitre répond à l'objectif 3, en montrant que les variations temporelles de la niche trophique à l'échelle de la population peuvent être expliquées par des caractéristiques individuelles et les variations d'abondances des ressources. La modélisation du régime alimentaire, basée sur l'analyse isotopique, a permis de montrer que les individus non reproducteurs utilisent beaucoup plus les ressources marines (allochtones) au printemps, alors que les individus reproducteurs utilisent surtout les ressources terrestres (autochtones). Cette variation interindividuelle permet d'expliquer les variations temporelles observées à l'échelle de la population. C'est un important pas en avant dans notre compréhension des liens trophiques entre les écosystèmes terrestres et marins de l'Arctique, via les prédateurs mobiles terrestres.

Mots-clefs : Isotopes stables, renard arctique, mouvements, suivi satellite, réseau trophique

Chapitre I

Introduction générale

1.1 Contexte d'étude des écosystèmes terrestres arctiques

1.1.1 Définition des notions utilisées

Certains termes ou certaines notions reviendront fréquemment tout au long de ce travail. Ils sont parfois définis de manière différente suivant les publications scientifiques, c'est pourquoi il est nécessaire de leur attribuer ici une définition claire, avec entre parenthèses l'expression correspondante en anglais qui sera utilisée dans les chapitres II à V de la thèse.

DOMAINE VITAL (*home range*) – Le domaine vital est défini comme « la surface parcourue par un individu lors de ses activités normales de recherche de nourriture, de reproduction et de soin aux jeunes » (Burt 1943). Cependant, il n'est pas aussi aisé de déterminer ce qui constitue une activité normale (White & Garrott 1990). Il est préférable de définir le domaine vital comme « l'étendue de la surface ayant une probabilité définie d'occurrence d'un animal sur une période de temps donnée » (Kernohan *et al.* 2001). Il semble donc essentiel d'intégrer aussi une dimension temporelle à la notion de domaine vital, notamment de spécifier s'il s'agit d'un domaine vital annuel, saisonnier ou autre. Le concept de domaine vital est lié à celui de territoire, lequel correspond à « un espace fixe duquel un individu, ou un groupe d'individus mutuellement tolérants excluent des compétiteurs pour une ou des ressources spécifiques » (Maher & Lott 1995). Ainsi, un territoire pourrait ne constituer qu'une partie d'un domaine vital (Tsukada 1997). La définition de territoire et de domaine vital reste souvent imprécise dans les publications (Maher & Lott 1995), peut-être à cause du fait que la distinction biologique entre les deux n'est pas toujours évidente puisqu'ils peuvent se superposer complètement. Néanmoins, lorsqu'il s'agit de comparer

l'influence de divers facteurs sur la taille du domaine vital ou du territoire, il est généralement implicitement ou explicitement admis que les deux définitions peuvent être employées de façon interchangeable, en tout cas chez les canidés, à partir du moment où le domaine vital est défendu (Goszczyński 2002; Eide *et al.* 2004). D'autre part, suivant la taille d'un domaine vital et la capacité d'un individu à le parcourir rapidement dans son ensemble, il paraît possible d'avoir des territoires qui se chevauchent, même s'il n'y a que peu ou pas d'interactions entre les individus voisins. Étant donné que nous n'avons pas, dans la présente étude, mesuré la territorialité, nous adopterons une définition plus large de domaine vital englobant aussi celle de territoire, acceptant donc la prémisse que si les deux diffèrent, leurs tailles sont cependant positivement corrélées.

ESPACE ISOTOPIQUE (*isotopic space*) – L'espace isotopique est un espace euclidien à n dimensions où chacun des axes représente le rapport isotopique pour un isotope particulier, par exemple le carbone sur les abscisses et l'azote sur les ordonnées. Dans l'analyse isotopique carbone/azote, chaque échantillon analysé peut être représenté dans cet espace en deux dimensions, permettant de calculer des distances euclidiennes entre deux échantillons ou bien la surface couverte par un ensemble d'échantillons, *etc.*

NICHE TROPHIQUE (*trophic niche*) – La niche trophique est la partie de la niche écologique (*sensu* Hutchinson 1957) qui concerne uniquement les ressources alimentaires utilisées. L'étendue de la niche trophique est liée directement à la richesse et à la diversité du régime alimentaire d'une espèce, d'une population ou d'un individu. Par extension, ce concept a été récemment appliqué à l'analyse isotopique : la niche isotopique est une surface dans l'espace isotopique (pour une définition détaillée voir Newsome *et al.* 2007). La correspondance entre niches trophique et isotopique n'est pas toujours évidente, et nous aborderons ce point en détail ultérieurement (Chapitre V, Introduction).

RESSOURCES (*resources*) – Une ressource est un élément de l'environnement utilisé par les individus d'une espèce afin de se maintenir en vie et de se reproduire. La nourriture, l'eau, les abris, les substrats particuliers ou même les partenaires reproducteurs peuvent tous être considérés comme des ressources en écologie (Krebs 2001). Dans le cadre de cette thèse

cependant, nous avons volontairement restreint la portée de cette définition aux seules ressources alimentaires.

RESSOURCES ALLOCHTONES (*allochthonous resources*) – Les ressources allochtones sont des ressources (organiques ou inorganiques) provenant de l'extérieur d'un habitat ou d'un écosystème considéré (Huxel & McCann 1998; Spiller *et al.* 2010). La notion de subside allochtone est plus restreinte, et définit des ressources allochtones qui sont utilisées par des consommateurs et qui entraînent un accroissement de leur population (Polis *et al.* 1997). Ici nous utiliserons uniquement la notion de ressource allochtone, puisque nous n'avons pas cherché à démontrer que l'utilisation de ces ressources entraînait un accroissement des populations de prédateurs (Giroux 2007). Par opposition, les ressources provenant du même habitat ou écosystème sont appelées autochtones.

STRATÉGIE et TACTIQUE (*strategy/tactic*) – Ces deux mots sont très souvent employés de façon synonyme dans les publications scientifiques (voir par exemple von Schantz 1984b; Freitas *et al.* 2008), alors qu'ils ont des significations différentes. Le mot stratégie est défini par Austad et Howard (1984) comme « *a genetically-determined prescription of the behavioral response to any conceivable circumstance* » (une modalité, génétiquement déterminée, de la réponse comportementale à une situation donnée), établissant donc le caractère héritable de cette réponse comportementale et son caractère adaptatif qui en fait une stratégie évolutivement stable. En revanche le mot tactique est défini de façon plus vague comme tout comportement ou complexe de comportements. D'après ces définitions, deux tactiques différentes (par exemple, des techniques de chasse) pourraient répondre à une stratégie identique (par exemple, maximiser la quantité de proies tuées).

SYSTÈME TROPHIQUE (*trophic system*) – Nous utiliserons ce terme pour désigner tout ensemble d'espèces ayant des interactions trophiques (compétition alimentaire, prédation, *etc.*), cet ensemble pouvant ne constituer qu'un sous-ensemble d'un réseau trophique complet, par exemple un consommateur et les principales ressources qu'il utilise.

UTILISATION DE L'ESPACE (*space use*) – Cette définition est à considérer au sens large et s'applique à la position et aux déplacements d'un ou plusieurs individus dans l'espace, sur une période de temps définie. Elle inclut donc ici les domaines vitaux et les territoires, qui

donnent une image statique de l'utilisation de l'espace, ainsi que les mouvements individuels, qui en donnent une image plus dynamique (Young & Shivik 2006).

1.1.2 Productivité et liens trophiques avec d'autres écosystèmes

Les écosystèmes terrestres arctiques sont souvent présentés comme étant relativement simples (Fig. 1.1; Krebs *et al.* 2003), avec des chaînes trophiques courtes et un faible nombre d'espèces (Bêty *et al.* 2002). Si la simplification de la représentation de ces écosystèmes a parfois été jugée excessive (Hodkinson & Coulson 2004), il n'en demeure pas moins qu'on y retrouve l'une des communautés de vertébrés terrestres les plus simples de notre planète (Gilg *et al.* 2009; Van der Wal & Hessen 2009). La productivité primaire dans les écosystèmes terrestres arctiques est très faible (Oksanen 1983) et généralement limitée par la disponibilité en éléments essentiels tels que l'azote et le phosphore (Gauthier *et al.* 1996; Callaghan *et al.* 2004a; Van der Wal & Hessen 2009). La faible abondance des ressources à la base d'un écosystème influence la structure verticale de son réseau trophique en limitant la longueur maximale des chaînes alimentaires et donc le nombre de niveaux trophiques (Yodzis 1984). En effet, la faible efficacité énergétique dans l'assimilation des ressources à chaque niveau trophique entraîne une disponibilité encore plus restreinte de ressources pour les niveaux trophiques supérieurs, notamment les prédateurs (Post 2002a). Ainsi, d'après l'hypothèse de l'exploitation des écosystèmes (Oksanen *et al.* 1981; Oksanen & Oksanen 2000) les niveaux trophiques de prédateurs ne devraient pas parvenir à se maintenir dans des écosystèmes à productivité extrêmement faible (Fig. 1.2), comme dans la toundra du Haut-Arctique, à moins qu'il y ait un apport substantiel d'énergie extérieure à ces écosystèmes, dirigé vers les prédateurs (Polis & Hurd 1996).

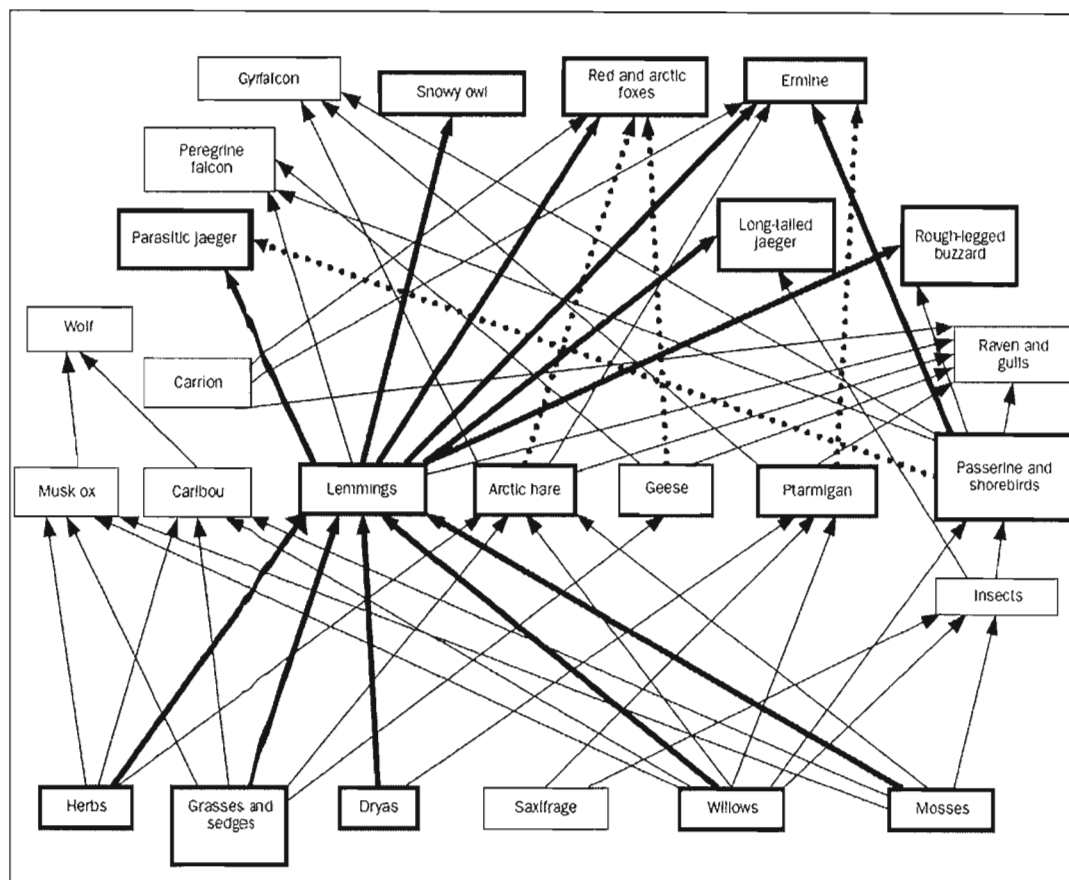


Figure 1.1 Schéma simplifié d'un réseau trophique basé sur les plantes, typique de la toundra du Haut-Arctique canadien. Les lignes continues appuyées indiquent les liens trophiques qui ont une influence directe sur les populations de lemmings; les lignes pointillées indiquent ceux qui ont une influence indirecte. Figure tirée de Ims et Fuglei (2005), basée sur une figure originale de Krebs *et al.* (2003). Ce schéma n'inclut pas les liens potentiels avec les écosystèmes marins.

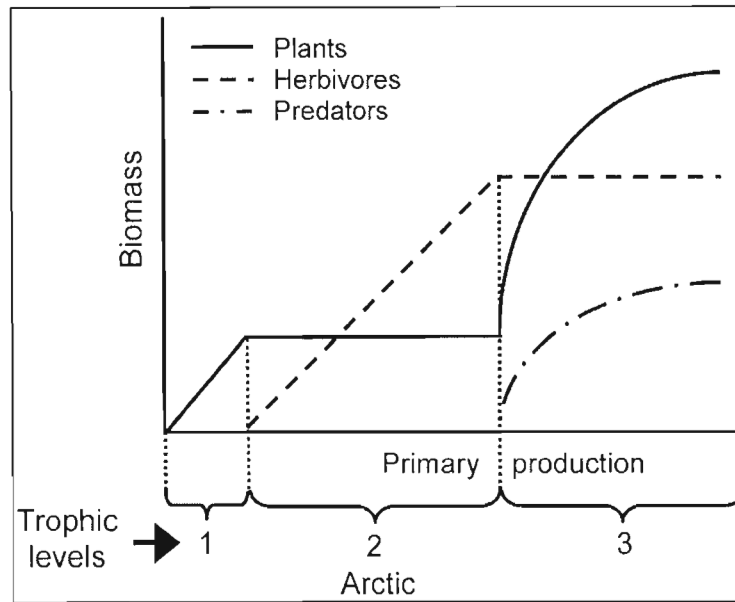


Figure 1.2 Prédications basées sur l'hypothèse de l'exploitation des écosystèmes (Oksanen *et al.* 1981; Oksanen & Oksanen 2000), présentant les biomasses relatives attendues dans trois niveaux trophiques (plantes, herbivores et prédateurs) en fonction de la productivité primaire dans un écosystème donné (Figure tirée de Gauthier *et al.* 2004). Chaque nombre indique combien de niveaux trophiques sont présents, toujours selon le modèle.

L'utilisation de ressources en provenance d'autres habitats ou d'autres écosystèmes tend évidemment à complexifier les relations trophiques dans les écosystèmes arctiques (Jefferies 2000; Huxel *et al.* 2002; Gauthier *et al.* 2004). Ces ressources peuvent ainsi provenir des écosystèmes environnants, comme des proies marines utilisées par certains carnivores terrestres (Ben-David *et al.* 1997; Darimont & Reimchen 2002; Roth 2003) mais aussi, par exemple en Arctique, d'écosystèmes encore plus éloignés se trouvant dans les régions tempérées, par exemple via les oiseaux migrateurs qui s'y nourrissent et accumulent de l'énergie sous forme de graisses avant de venir se reproduire dans l'Arctique (Gauthier *et al.* 2003; Giroux 2007). Afin de mieux comprendre les facteurs structurant les réseaux trophiques terrestres de l'Arctique il semble essentiel d'approfondir nos connaissances sur les prédateurs et en particulier sur leurs liens trophiques avec les espèces de proies dont ils dépendent, qu'elles proviennent de leur propre écosystème ou de l'extérieur.

1.1.3 Rôle des prédateurs dans la structuration des réseaux trophiques terrestres arctiques

La plupart des régions du Haut-Arctique sont caractérisées par la présence de populations de lemmings (genres *Lemmus* et *Dicrostonyx*) et/ou de campagnols (genre *Microtus*), subissant des variations cycliques d'abondance (Ims & Fuglei 2005). Certaines études empiriques ont montré que ces variations dépendaient de l'abondance des ressources utilisées par ces herbivores (Turchin *et al.* 2000), donc de processus ascendants (*bottom-up processes*) alors que d'autres études sont arrivées à des conclusions inverses, indiquant que ces cycles seraient générés par des processus descendants (*top-down processes*), comme la prédation (Gilg 2002; Gilg *et al.* 2003). Il est cependant probable que les deux types de processus soient à l'œuvre au sein d'un même écosystème (Krebs *et al.* 2003; Schmitz *et al.* 2003; Gauthier *et al.* 2004; Gripenberg & Roslin 2007). D'autre part, l'influence des prédateurs sur l'abondance des espèces de niveaux trophiques inférieurs peut être renforcée lorsque ces prédateurs utilisent des ressources allochtones, créant ainsi des cascades trophiques (Roth 1998; Polis 1999).

L'importance des prédateurs dans la structuration des écosystèmes est bien illustrée par les effets de leur présence ou de leur absence soudaine dans un écosystème, qui peuvent être indirects et donc difficilement prévisibles. Un exemple bien connu de cascade trophique concerne une étude menée dans les îles Aléoutiennes où des prédateurs (renard polaire) avaient conduit à une transformation complète de la communauté de plantes sur certaines îles où ils avaient été introduits (Croll *et al.* 2005). Cet effet indirect des prédateurs sur les plantes s'expliquait par une réduction radicale des apports en nutriments sous forme de guano, après que les colonies d'oiseaux marins eurent été décimées par les prédateurs. Cependant, d'autres études ont montré que la présence de prédateurs pouvait aussi favoriser la croissance et la diversification des communautés végétales en contrôlant l'abondance des populations d'herbivores (Hambäck *et al.* 2004). Ces deux exemples montrent aussi l'importante variabilité dans les effets que les prédateurs peuvent avoir sur la structure des écosystèmes.

1.1.4 Impacts des changements climatiques sur les écosystèmes arctiques

Bien que ce travail ne porte pas directement sur les impacts des changements climatiques, il est utile de mentionner leur importance : l'étude des milieux arctiques s'inscrit en effet dans un contexte de modification récente du climat dont les conséquences sont déjà mesurables dans les régions polaires (Hansell *et al.* 1998). L'Arctique est l'une des régions de la planète les plus touchées par ces changements climatiques (Callaghan *et al.* 2004b; A.C.I.A. 2005). De plus, leur structure relativement moins complexe rendrait les écosystèmes arctiques plus vulnérables à ces changements, c'est-à-dire à la fois moins résistants et moins résilients (Bliss *et al.* 1973; Kenedy *et al.* 2002, cités dans Ims & Fuglei 2005). Malgré cette sensibilité plus grande aux changements climatiques, les impacts que ceux-ci auront sur les milieux arctiques sont encore peu connus et moins étudiés que dans d'autres biomes (Post *et al.* 2009).

Les impacts potentiels des changements climatiques sont nombreux, avec par exemple la fonte précoce du couvert de neige dans les milieux terrestres, ou de la banquise dans les milieux marins (Post *et al.* 2009). La fonte précoce de la neige, associée à des températures plus élevées, pourrait favoriser le décalage entre la phénologie de certaines proies, par exemple des arthropodes, et de leurs prédateurs, par exemple des oiseaux migrateurs, entraînant ainsi un effet potentiellement dévastateur sur la survie des oisillons et la dynamique des populations (Høye *et al.* 2007; Miller-Rushing *et al.* 2010; Pearce-Higgins *et al.* 2010). Sur la banquise, des pluies printanières précoces peuvent aussi accélérer la fonte de la neige et ainsi conduire à l'écroulement des abris sous-niveaux utilisés par les phoques annelés (*Pusa hispida*, Schreber, 1775) pour élever leurs jeunes, exposant ces derniers à une prédation beaucoup plus élevée et réduisant d'autant le taux de recrutement dans la population (Stirling & Smith 2004; Ferguson *et al.* 2005). Ces deux exemples, parmi de nombreux autres (Post *et al.* 2009), soulignent l'importance de bien comprendre comment les ressources allochtones en provenance des écosystèmes tempérés et marins sont utilisées par les espèces des milieux terrestres en Arctique (Roth 2002; Gauthier *et al.* 2004), puisque l'on peut s'attendre à des changements majeurs dans la disponibilité de ces ressources dans les décennies à venir. L'étude des relations trophiques au sein de ces écosystèmes est donc une première étape essentielle si l'on souhaite un jour prédire adéquatement les impacts des changements climatiques sur la distribution future des espèces (Van der Putten *et al.* 2010).

1.2 Modèle d'étude, objectifs et hypothèses

1.2.1 Modèle d'étude : le renard polaire

Caractéristiques générales

Pour répondre aux questions qui seront abordées dans cette thèse, nous avons utilisé comme modèle d'étude l'un des principaux carnivores terrestres des milieux de toundra, présent dans toutes les régions de l'Arctique : le renard polaire (Fig. 1.3). Ce petit carnivore d'environ 3-5 kg est actif tout au long de l'année, en particulier grâce à des adaptations morphologiques et physiologiques aux conditions environnementales extrêmes du Haut-Arctique (Prestrud 1991; Fuglei & Øritsland 1999). Dans les zones où les ressources alimentaires fluctuent, les populations de renards polaires subissent des variations annuelles d'abondance importantes via des différences de recrutement des juvéniles (Chitty 1950; Kaikusalo & Angerbjörn 1995). La taille des portées varie beaucoup (de 1 à 25 jeunes), surtout lorsque les ressources fluctuent (Angerbjörn *et al.* 1995; Strand *et al.* 1999). À l'inverse, dans les régions où les ressources sont plus stables, comme au Groenland ou sur l'île de Mednyi (îles Aléoutiennes), les fluctuations d'abondance des populations sont de faible amplitude ou à tout le moins non-cycliques (Goltsman *et al.* 2005). La longévité moyenne en milieu naturel se situerait autour de 4 ans, et la longévité maximale autour de 14 ans (Prestrud & Pond 2003). L'unité sociale de base est la paire d'individus reproducteurs, mais d'autres individus peuvent parfois se joindre à cette unité, le nombre maximal rapporté étant 6 : il s'agit alors généralement d'individus apparentés comme des jeunes de l'année précédente (Angerbjörn *et al.* 2004). Les regroupements de ce type s'observent principalement lorsque les densités de renards sont fortes (Tannerfeldt *et al.* 2003). Jusqu'à récemment il était accepté que les renards polaires forment lors de la reproduction des paires monogames très durables. Cependant, certaines observations montrent que les cas de multipaternité génétique seraient beaucoup plus répandus qu'on ne le pensait, même si socialement les couples semblent durablement monogames : la multipaternité génétique pourrait constituer un avantage adaptatif dans des milieux très variables en favorisant la diversité génétique au sein des portées (Carmichael *et al.* 2006).



Figure 1.3 Renard polaire adulte en pelage d'été, photographié sur l'île Bylot (73°N, 80°O) Nunavut, en août 2008. Sur Bylot, la masse moyenne des renards adultes est de 3.0 ± 0.3 kg (\pm écart type) pour les femelles (N=43 individus), et 3.6 ± 0.4 kg pour les mâles (N=49 individus), données des années 2003-2010 (Dominique Berteaux, Université du Québec à Rimouski, données non publiées).

La mobilité du renard polaire, c'est-à-dire sa capacité à se déplacer sur de longues distances, a souvent été mentionnée (Sdobnikov 1940; Macpherson 1968; Northcott 1975; Eberhardt & Hanson 1978; Pamperin *et al.* 2008). D'autre part, cette espèce a été qualifiée de « spécialiste-opportuniste », c'est-à-dire ayant un régime alimentaire préférentiellement basé sur les rongeurs, mais pouvant utiliser toute autre ressource disponible dans son environnement (Angerbjörn *et al.* 1994; Elmhagen *et al.* 2000). Ces deux caractéristiques, la mobilité et la souplesse quant à l'utilisation de ressources différentes, en font un modèle biologique très intéressant pour tester des hypothèses (1) sur les facteurs qui déterminent les patrons d'utilisation de l'espace, comme le domaine vital et les mouvements annuels, et (2) les patrons d'utilisation des ressources, notamment des ressources allochtones, chez les carnivores terrestres.

Utilisation de l'espace – domaines vitaux estivaux

Le renard polaire est territorial en été : un couple partage une région généralement restreinte à quelques km² ou dizaines de km² autour d'une ou plusieurs tanières pouvant être utilisées pour l'élevage des jeunes (Prestrud 1992; Anthony 1996; Angerbjörn *et al.* 1997; Dalerum *et al.* 2002; Eide *et al.* 2004). L'étendue du domaine vital estival a été estimée, suivant les régions et les études, entre 5 et 65 km² chez les individus reproducteurs et pourrait atteindre plusieurs centaines de km² chez les individus non-reproducteurs (Hersteinsson & MacDonald 1982; Angerbjörn *et al.* 1997; Landa *et al.* 1998). Il ne semble pas y avoir de tendance géographique claire dans la variation de la taille des domaines vitaux à l'échelle circumpolaire, même s'il a été avancé qu'elle augmente avec la latitude (Hersteinsson & MacDonald 1982). De fait, elle semble plutôt reliée à l'abondance et à la disponibilité de la nourriture, les domaines vitaux étant plus petits dans les zones où la nourriture est plus abondante et surtout plus stable dans le temps, comme dans les zones côtières du Groenland ou de Svalbard (Ims & Fuglei 2005). La taille du domaine vital peut changer énormément en fonction de la saison (Eberhardt *et al.* 1982; Frafjord & Prestrud 1992; Angerbjörn *et al.* 1997; Anthony 1997; Landa *et al.* 1998; Jepsen *et al.* 2002; Eide *et al.* 2004). La raréfaction des ressources alimentaires en hiver expliquerait bien cet agrandissement substantiel du domaine vital (Chitty 1950; Chesemore 1968a), mais cela n'a pas été vraiment démontré. La grande variabilité observée entre les différentes études menées à ce jour peut peut-être s'expliquer par certaines limites méthodologiques, par exemple le faible nombre d'individus suivis et de positions relevées (Frafjord & Prestrud 1992; Angerbjörn *et al.* 1997; Zakrzewski *et al.* 1999; Strand *et al.* 2000).

À ce jour, la seule étude approfondie sur les facteurs expliquant les variations de taille des domaines vitaux estivaux chez le renard polaire a été menée à Svalbard (Eide *et al.* 2004). Cette étude a conclu que non seulement la distribution et l'abondance, mais aussi la prédictibilité des ressources ont une influence majeure sur la taille des domaines vitaux chez cette espèce : les domaines vitaux les plus petits se retrouvent dans les zones où l'abondance de la nourriture est grande et relativement stable d'une année à l'autre, par exemple proche d'une colonie d'oiseaux marins (Eide *et al.* 2004). À l'inverse, les plus grands domaines vitaux correspondent aux zones de faible abondance et prédictibilité des ressources, soit à

l'intérieur des terres où les renards dépendent de carcasses (par exemple, de rennes, *Rangifer tarandus*, Linné 1758) dont l'abondance est très variable d'une année à l'autre.

L'étude d'Eide *et al.* (2004) se place dans le contexte théorique du modèle de stratégies d'utilisation de l'espace défini par von Schantz (1984b). Ce modèle est basé sur la définition de deux stratégies extrêmes représentant un gradient de patrons d'utilisation de l'espace : l'une dite *obstinée* et l'autre dite *souple*, suivant que les individus vont utiliser un domaine vital de taille constante ou le faire évoluer en fonction des fluctuations d'abondance des ressources (von Schantz 1984b). Les populations où s'observe la stratégie obstinée présentent une grande stabilité dans le nombre d'individus reproducteurs et de jeunes produits (von Schantz 1984b). À l'inverse, la stratégie souple conduit théoriquement à des fluctuations marquées du nombre d'individus reproducteurs et de la production globale de jeunes parallèlement aux fluctuations d'abondance des ressources. L'étude d'Eide *et al.* (2004) concluait que les renards polaires observés à Svalbard avaient adopté la stratégie obstinée, et semblaient donc maintenir leurs domaines vitaux de taille constante, et grande, malgré les fluctuations d'abondance des ressources. Cependant, cette conclusion ne semble pas concorder avec le fait que les populations de renards polaires subissent des variations importantes dans le nombre de jeunes produits dans la même région (Fuglei *et al.* 2003), correspondant ainsi davantage à la stratégie souple.

Utilisation de l'espace – mouvements annuels et hivernaux

Si les domaines vitaux estivaux ont été relativement bien étudiés, les mouvements hivernaux et annuels sont cependant bien moins connus (Audet *et al.* 2002). Certaines études indiquent que la majorité des adultes tendent à rester proches de leur domaine vital estival (Anthony 1997; Landa *et al.* 1998), alors que d'autres avancent au contraire l'existence de phénomènes migratoires de grande envergure (Sdobnikov 1940; Chesemore 1968a; Wrigley & Hatch 1976). En Alaska, des déplacements hivernaux de plusieurs centaines de kilomètres ont été observés à différentes reprises (Eberhardt & Hanson 1978; Underwood & Musher 1983; Garrott & Eberhardt 1987), et des juvéniles ont été suivis, par satellite, plusieurs mois alors qu'ils couvraient des milliers de km sur la banquise (Pamperin *et al.* 2008). Il y a cependant un manque de connaissances concernant les mouvements au cours de cycles annuels

complets, et plus particulièrement durant la période hivernale. Il a par exemple été suggéré de concentrer des efforts de recherche sur les mouvements des prédateurs dans l'Arctique afin de mieux déterminer comment, en fonction de leur échelle spatiale, ils pourraient influencer les relations trophiques (Krebs *et al.* 2002).

Utilisation des ressources

La majorité des nombreuses études concernant le régime alimentaire du renard polaire, et donc les ressources qu'il utilise, se sont basées sur des analyses de fèces (Garrott & Eberhardt 1987; Frafjord 1993; Kaikusalo & Angerbjörn 1995; Eide *et al.* 2005) ou, plus rarement, sur des contenus stomacaux (Kapel 1999). Toutes ces études ont montré la grande diversité des ressources utilisées par cette espèce, confirmant ainsi son caractère très généraliste, même si les petits rongeurs constituent la ressource la plus utilisée lorsqu'elle est disponible (Underwood & Musher 1983; Elmhagen *et al.* 2000). Dans les régions proches des habitations humaines, les déchets d'origine anthropique peuvent constituer une grande partie de leur régime alimentaire hivernal (Garrott & Eberhardt 1987). D'autre part, le renard polaire est une espèce qui cache sa nourriture durant les périodes de surabondance passagère, comme en été, afin de pouvoir l'utiliser ultérieurement (Frafjord 1993; Sklepkyovych & Montevecchi 1996; Careau *et al.* 2007; Samelius *et al.* 2007; Careau *et al.* 2008). Ce comportement, commun chez un grand nombre de mammifères et d'oiseaux (Vander Wall 1990), permet donc en théorie d'atténuer les effets de la réduction d'abondance de nourriture (Smith & Reichman 1984). Cette caractéristique est importante, car elle signifie que l'abondance des ressources durant l'été pourrait avoir une influence sur une période de temps prolongée, jusqu'en hiver et au printemps suivant (Samelius *et al.* 2007). Il semble que même si les renards polaires cachent des types de proies différents, certaines ressources, comme les œufs d'oies des neiges, sont cachées en proportion bien plus grande que d'autres, comme les lemmings (Careau *et al.* 2008).

Bien que les populations soient parfois considérées comme des ensembles homogènes où tous les individus utilisent les ressources disponibles de façon similaire (Bolnick *et al.* 2003), l'étude des variations interindividuelles permet de mieux comprendre comment les ressources sont utilisées à l'échelle plus grande de la population (Bolnick *et al.* 2007; Costa *et al.* 2008). Il a en effet été montré que le degré de variation interindividuelle de l'utilisation des ressources est relié à l'étendue globale de la niche trophique d'une population donnée : plus la niche trophique d'une population est grande, plus les individus qui la composent utilisent des ressources différentes (Van Valen 1965; Bolnick *et al.* 2003). Comprendre comment et pourquoi les individus utilisent des ressources différentes constitue donc un objectif essentiel afin de pouvoir, par la suite, expliquer comment les ressources peuvent circuler entre différents écosystèmes et influencer les relations trophiques entre espèces.

1.2.2 Objectifs généraux et hypothèses de recherche

La présente étude porte donc sur l'utilisation de l'espace et des ressources chez un carnivore terrestre de l'Arctique. De par sa position au sommet du réseau trophique de la toundra arctique, le renard polaire peut avoir un impact sur l'abondance de plusieurs espèces de proies, mais peut aussi, en retour, être influencé par leurs variations d'abondance (Angerbjörn *et al.* 1999, 2004; Gilg *et al.* 2003, 2009). Comme discuté précédemment, ces apports d'énergie allochtone permettraient d'expliquer en partie la permanence de plusieurs espèces de prédateurs dans des écosystèmes terrestres arctiques, en dépit d'une productivité primaire relativement faible. Ils pourraient aussi être amenés à se modifier sous l'effet des changements climatiques, ce qui pourrait alors entraîner des effets en cascades à l'ensemble de ces écosystèmes (Post *et al.* 2009).

Il y a deux modes principaux grâce auxquels des ressources peuvent transiter d'un écosystème vers un autre, du point de vue d'un prédateur (Polis *et al.* 1997) : par apport passif de ces ressources, qui arrivent alors directement dans l'écosystème et sont disponibles pour le prédateur, avec par exemple un déplacement des proies, ou bien par recherche active des ressources dans un autre écosystème, impliquant des déplacements du prédateur. Dans le cas des écosystèmes terrestres arctiques, on peut considérer que les espèces migratrices

venant nicher dans la toundra, et que nous avons mentionnées plus haut, appartiennent à la première catégorie puisqu'elles arrivent directement dans l'écosystème terrestre de toundra (Bêty *et al.* 2002; Giroux 2007). D'autre part, la présence de banquise durant la majeure partie de l'année permet aux prédateurs terrestres d'entreprendre des déplacements et de la quête alimentaire dans l'écosystème marin. Ces prédateurs peuvent donc, dans les régions où des colonies d'oiseaux migrateurs sont présentes et situées à proximité de l'environnement marin, exploiter des ressources allochtones de manière passive et active (Huxel *et al.* 2002). Ce travail de doctorat se place dans une démarche globale visant à mieux comprendre les relations trophiques entre les éléments des écosystèmes arctiques, en particulier les relations prédateurs-proies, et à quantifier l'utilisation des ressources allochtones par les prédateurs en explorant ces deux modes d'utilisation : passive, en utilisant les ressources allochtones qui sont présentes dans la toundra et active, en allant chercher les ressources dans l'habitat marin environnant.

En ayant la capacité d'utiliser ces différentes ressources, lesquelles sont soumises à de fortes variations dans le temps et dans l'espace, le renard polaire pourrait être un facteur important de structuration des réseaux trophiques terrestres en Arctique. L'objectif général de cette étude est de comprendre comment ce carnivore terrestre peut agir comme lien trophique entre trois écosystèmes en utilisant des ressources d'origine à la fois autochtone et allochtone à la toundra arctique : terrestre arctique, terrestre tempéré et marin arctique. Nous avons divisé cet objectif général en deux thèmes : (i) étude de la capacité de mouvement et des facteurs influençant ces mouvements à l'échelle saisonnière et annuelle, en mettant l'emphasis sur les mouvements annuels associés à la quête alimentaire et (ii) étude des variations individuelles dans l'utilisation des ressources provenant de ces trois écosystèmes. Les objectifs spécifiques de cette étude ainsi que les hypothèses et prédictions associées sont les suivants :

Objectif 1 – Déterminer la capacité de mouvement

Le premier objectif est de déterminer les capacités de mouvements et d'utilisation de la banquise par le renard polaire au cours d'un cycle annuel complet, afin d'évaluer son potentiel d'utilisation des ressources marines qui s'y trouvent. Notre hypothèse de travail est

que la capacité de déplacement est suffisamment grande (c.-à-d. plusieurs dizaines de kilomètres par jour) pour permettre l'utilisation de la banquise en hiver par les renards polaires se trouvant sur l'île Bylot en été. Notre prédiction est que cette espèce est capable de se déplacer sur de grandes distances et à des vitesses élevées et soutenues, dépassant celles qui ont été mesurées jusqu'alors.

Objectif 2 – Déterminer l'effet des ressources sur les patrons annuels d'utilisation de l'espace

Le second objectif vise à quantifier et comparer les patrons individuels d'utilisation de l'espace en été (lorsque la banquise est absente) et en hiver (lorsque la banquise est présente). Nous testerons les trois hypothèses suivantes sur les patrons d'utilisation de l'espace en fonction des fluctuations d'abondance des ressources :

- Les patrons estivaux d'utilisation de l'espace (domaines vitaux) sont influencés par les variations spatiales et temporelles dans l'abondance des ressources. Nous testerons ici la prédiction, découlant du modèle de stratégies d'utilisation de l'espace (von Schantz 1984b) présenté plus haut, que les domaines vitaux changent en fonction des fluctuations temporelles de l'abondance des ressources autochtones (lemmings) et des variations spatiales de l'abondance des ressources allochtones (oies des neiges) : nous chercherons à montrer que conformément à ce modèle théorique, les domaines vitaux sont plus grands lorsque les ressources sont en plus faible abondance. Ceci correspondrait donc à la stratégie dite flexible.
- Les patrons hivernaux d'utilisation de l'espace (mouvements de quête alimentaire à l'extérieur du domaine vital) dépendent quant à eux des ressources disponibles en hiver (lemmings) et durant l'été précédent (œufs d'oies). Nous prédisons que l'abondance des ressources autochtones en hiver (lemmings) et allochtones tempérées (œufs d'oies) pourra augmenter ou diminuer les mouvements de quête alimentaire en hiver à l'extérieur du domaine vital estival et en milieu marin (banquise).

- Les mouvements hivernaux des renards quittant leur domaine vital estival correspondent à des mouvements adaptés à la recherche de ressources distribuées de façon aléatoire et éparse. Nous prédisons que ces mouvements seront modélisables à l'aide de modèles théoriques correspondant à ce type de comportement de recherche, ce qui permettra d'appuyer l'hypothèse que les mouvements hivernaux sont des mouvements de quête alimentaire.

Objectif 3 – Identifier les facteurs expliquant les variations interindividuelles d'utilisation des ressources autochtones d'origine tempérée ou marine

Le troisième objectif vise à mesurer la variation du régime alimentaire (niche trophique) à deux échelles, populationnelle et individuelle, afin d'identifier les facteurs qui peuvent influencer l'utilisation des ressources autochtones et allochtones (d'origines tempérées et marines) par les individus. Nous testerons les deux hypothèses suivantes :

- La variation temporelle dans l'abondance des ressources devrait conduire, chez ce carnivore généraliste, à une variation du régime alimentaire. Nous prédisons ici que la niche trophique de la population devrait s'agrandir ou se contracter en fonction de la diversité des ressources disponibles.
- Les caractéristiques individuelles, associées aux facteurs environnementaux d'abondance de nourriture, permettent d'expliquer la variation interindividuelle du régime alimentaire. La première prédiction associée à cette hypothèse est que le statut reproducteur devrait influencer le régime alimentaire des individus, et notamment l'utilisation ou non de ressources allochtones d'origine marine, en favorisant l'utilisation des ressources terrestres par les individus reproducteurs qui sont attachés à une tanière et à un territoire. La seconde prédiction est que les fluctuations temporelles d'abondance de la principale ressource autochtone (lemmings) devraient aussi se répercuter sur les régimes alimentaires des individus : ceux-ci devraient adopter un régime basé essentiellement sur ces ressources autochtones durant les pics d'abondance.

1.3 Méthodologie

Les études écologiques en Arctique ont lieu la plupart du temps en été, durant la période de croissance de la majorité des populations animales, et bien entendu des plantes (Ims & Fuglei 2005). Pourtant, la neige couvre le sol de ces régions durant plus des deux tiers de l'année. Il est donc essentiel d'étendre les études au-delà des saisons de productivité maximale, en y incluant autant que possible des cycles annuels complets. Les contraintes financières et logistiques rendent le travail de recherche en Arctique particulièrement difficile en hiver. Il existe cependant des outils permettant de récolter des données et d'aborder des questions se rapportant à des périodes temporelles plus étendues qu'une saison de terrain. Ainsi, l'utilisation du suivi par télémétrie satellite permet de connaître la localisation des individus étudiés confortablement assis dans son bureau et presque en temps réel (Hebblewhite & Haydon 2010). Par ailleurs, les analyses d'isotopes stables du carbone et de l'azote permettent de remonter dans le temps, à des échelles variant de quelques jours, à plusieurs siècles pour estimer dans quelles proportions certaines ressources sont utilisées par certaines espèces (Kelly 2000). Ces deux outils sont la pierre angulaire de l'approche méthodologique employée dans ce travail de recherche, et nous reviendrons plus loin sur chacun d'eux (sections 1.3.2 et 1.3.3). Ils ont permis d'aborder deux aspects de l'écologie du renard polaire : ses mouvements (utilisation de l'espace) et son régime alimentaire (utilisation des ressources). L'originalité du présent travail se situe principalement dans la précision des données qui ont pu être acquises grâce à ces outils, ainsi qu'à la période temporelle couverte. Celle-ci va des courts mois d'été où les chercheurs sont présents sur le terrain, aux longs mois d'hiver, couvrant ainsi des cycles annuels complets.

1.3.1 Population et zone d'étude : suivi à long terme sur l'île Bylot

Pour atteindre les trois objectifs décrits plus haut nous avons étudié une population de renards polaires vivant dans une partie de la plaine sud de l'île Bylot (73°N, 80°O), dans le Parc National du Canada de Sirmilik, au Nunavut (Fig. 1.4). La zone d'étude couvre environ 520 km² et est constituée d'une bande littorale de toundra de 10-15 km de large et 55 km de long. La banquise est prise autour de l'île chaque année à partir de fin octobre et jusqu'à mi-juillet (Gagnon & Berteaux 2009), bien que la couche de neige la recouvrant commence à fondre dès le début du mois de juin, la rendant rapidement difficilement praticable (A. Tarroux, observations personnelles). La présence de banquise permet aux renards polaires d'utiliser cet habitat potentiellement pour se déplacer et trouver de la nourriture, comme des phoques annelés, qui s'y reproduisent (Gagnon & Berteaux 2009). La zone d'étude est aussi caractérisée par la présence d'une colonie de grande oie des neiges dense et localisée qui compte plusieurs dizaines de milliers de couples nicheurs chaque année (Reed *et al.* 2002; Fig 1.4). Il n'y a pas de grands ongulés dans la zone d'étude et la seule autre espèce de carnivore régulièrement observée, mais en très faible densité, est le renard roux, *Vulpes vulpes*, Linné 1758 (Gagnon & Berteaux 2009).

Deux espèces de lemming sont présentes sur Bylot, soit le lemming brun (*Lemmus sibiricus*, Kerr 1792) et variable (*Dicrostonyx torquatus*, Pallas 1778). Ils subissent des variations cycliques d'abondance avec une période d'environ 3-4 ans (Gruyer *et al.* 2008). Les données d'abondance de lemming utilisées dans ce travail proviennent du suivi à long terme dirigé par G. Gauthier (Université Laval) : chaque année en juin-juillet des séances de capture mortelle sont conduites sur deux sites de la zone d'étude, distants d'environ 30 km (Fig. 1.4). Ces données représentent un total de plus de 1000 nuits-piège annuellement et permettent de mesurer les fluctuations interannuelles d'abondance des deux espèces de lemmings (Gauthier *et al.* 2004; Morrissette *et al.* 2010). Nous avons utilisé un indice global pour l'ensemble de notre aire d'étude, regroupant les données des deux sites de capture mortelle.

Bien que d'autres ressources puissent être utilisées par les renards polaires vivant sur l'île, il semble que les oies (adultes, juvéniles, poussins et œufs) et les lemmings constituent la majeure partie de leur régime alimentaire estival (Bêty *et al.* 2002; Giroux 2007). Les lemmings sont une ressource autochtone et les oies peuvent être considérées, au moins partiellement, comme une ressource allochtone des écosystèmes tempérés (Giroux 2007). Les phoques sont bien entendu une ressource allochtone provenant du milieu marin proche et accessible aux renards via la banquise et, plus rarement, via les carcasses laissées par les chasseurs inuits de la région (Gagnon & Berteaux 2009).

La population de renards polaires est suivie intensivement depuis 2003 via un programme de capture et de marquage des individus adultes et juvéniles, ainsi qu'un suivi annuel des tanières de reproduction de mai à août (Szor 2006). Les protocoles de capture, de manipulation et de prise de biopsies suivent les recommandations du comité de protection des animaux de l'Université du Québec à Rimouski et du Conseil canadien de protection des animaux. Les protocoles de terrain ont été approuvés par le Comité de gestion conjointe du parc national du Canada de Sirmilik. Nous capturons les renards adultes en utilisant des pièges à pattes dont les mâchoires sont équipées de coussinets en caoutchouc (Modèle Softcatch # 1, Oneida Victor Ltd, É.U), ou bien des cages (Modèle 202, Tomahawk inc., É.U.) afin de minimiser les risques de blessures (Powell & Proulx 2003). Les cages se sont cependant révélées d'une efficacité très limitée dans notre zone d'étude. Les pièges sont installés à même le sol et recouverts de débris, et nous utilisons des appâts ou des leurres afin de maximiser les taux de captures. Nous cherchons à maximiser le nombre d'individus capturés et à minimiser le nombre de recaptures intra-annuelles. Les renardeaux sont aussi capturés, mais uniquement à l'aide de cages et sur les tanières. À l'inverse, les adultes ne sont jamais capturés au piège à patte sur les tanières, mais toujours à 1 km minimum, afin d'éviter les captures accidentelles de jeunes au piège à patte. Les individus trop agressifs pour être manipulés de façon totalement sécuritaire sont anesthésiés à l'aide d'un mélange à base de médétomidine (0.05 ml/kg) et de kétamine (0.03 ml/kg). À la fin de la séance de capture, nous leur injectons une dose d'antidote (atipémazole; 0.05 ml/kg) avant de les libérer. Les individus sont systématiquement pesés, mesurés, et marqués à l'aide de quatre étiquettes d'oreilles colorées semblables à celles utilisées pour le marquage des ovins d'élevage

(modèle Rototag, Dalton inc., Irlande; Fig. 1.5). Les échantillons de tissus suivants sont prélevés : poil, griffe, tissu conjonctif de l'oreille (une seule fois lors de la pose des étiquettes d'oreilles), sang. Chaque manipulation dure normalement entre 20 et 45 min. Les échantillons de tissu vivant sont conservés dans de l'éthanol 70% à température ambiante, les autres sont maintenus secs dans des enveloppes de papier. Les données utilisées dans ce travail concernent les années 2003-2008 inclusivement, sauf pour certaines données issues du suivi satellite initié en 2007 et qui s'est poursuivi jusqu'en septembre 2009.

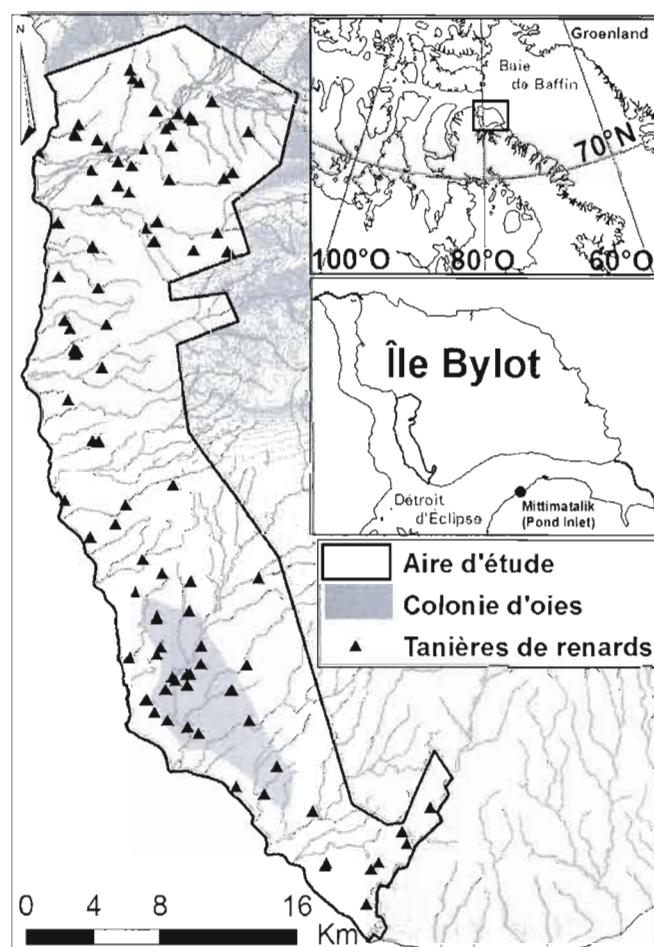


Figure 1.4 Emplacement de l'aire d'étude, dans la plaine sud de l'île Bylot (73°N, 80°O), Nunavut. Les triangles noirs représentent toutes les tanières de renards qui étaient connues et suivies durant la période 2003-2008. La zone grisée représente l'étendue approximative de la colonie de nidification de la grande oie des neiges, au sein de la zone d'étude de 520 km². Les contours bleus représentent la zone approximative de la limite de la banquise (*floe edge*) au printemps (Gagnon & Berteaux 2009).



Figure 1.5 Renard polaire adulte marqué avec quatre étiquettes d'oreilles, suivant une combinaison unique de couleurs et de numéros permettant l'identification ultérieure. On peut remarquer le début de la mue estivale sur le museau et le crâne.

1.3.2 Suivi satellite Argos

Description des unités Argos utilisées

Afin d'enregistrer les mouvements des renards polaires adultes, certains individus ont été équipés de colliers portant un émetteur satellite Argos (CLS 2008). Ce type d'émetteur permet d'obtenir les données de positionnement de façon très régulière, avec quelques heures de décalage, via une interface Internet (CLS 2008; Hebblewhite & Haydon 2010). Les colliers que nous avons utilisés (modèle Kiwisat 202, Sirtrack Ltd, Nouvelle-Zélande) étaient conçus pour durer 12 mois et émettre à intervalles réguliers de 24 h durant la période estivale (1er juin au 15 août) et de 48 h durant le reste de l'année. Il s'agissait du résultat d'un compromis entre l'intensité du suivi et la maximisation de leur durée de vie pour couvrir au moins un cycle annuel complet. Durant les périodes d'émissions, le taux de répétition (*repetition rate*) était 60s. Chaque collier pesait environ 95 g, soit 3.2% de la masse moyenne des femelles adultes et 2.7 % de la masse moyenne des mâles adultes dans notre aire d'étude.

Erreur de localisation propre au système Argos

Le système Argos a souvent été utilisé sur des mammifères marins ou des oiseaux présentant des déplacements à grande échelle (Jouventin & Weimerskirch 1990; Vincent *et al.* 2002; Freitas *et al.* 2008). Il a même déjà été testé avec succès sur le renard polaire (Follmann & Martin 1998) : son fonctionnement est en effet optimal avec des animaux qui peuvent avoir des déplacements sur de grandes distances (à cause d'un effet moindre de l'erreur de localisation) et dans les régions polaires (grâce à une meilleure couverture de ces régions par la constellation des satellites Argos).

Cependant, le système de positionnement Argos présente des inconvénients, dont le principal est un manque de précision des localisations, surtout comparativement à d'autres technologies comme le Système de Positionnement Global (GPS; Hebblewhite & Haydon 2010). Chaque localisation est accompagnée d'un code, appelé classe de localisation (LC3, 2, 1, 0, A, B et Z), correspondant à différents niveaux d'erreur estimée lors du traitement des signaux par les satellites et les ordinateurs du système Argos (Hays *et al.* 2001; CLS 2008). Les LC 3, 2 et 1 sont les meilleures que l'on peut obtenir et correspondent à des erreurs moyennes de positionnement respectives de 150 m, 350 m et 1000 m. La LC 0 correspond à une erreur >1000 m et les erreurs des LC A, B et Z ne sont pas quantifiables. Cependant, les LC A ou B peuvent souvent être assez exactes alors que les LC Z ne sont généralement pas considérées dans les analyses (Keating *et al.* 1991; Hays *et al.* 2001). Ces erreurs estimées par Argos sont les moyennes de distributions binormales, que l'on présume égales en longitude et en latitude, avec des écarts types égaux à la moyenne (150 m pour LC3, 350 m pour LC 2, *etc.*). Cela signifie concrètement qu'une localisation de LC 3 pourrait être inexacte de bien plus (ou bien moins) que 150 m, même si la moyenne des erreurs devrait avoir cette valeur. Face à cette incertitude, dont les conséquences peuvent être plus ou moins importantes suivant les questions abordées, il a été suggéré de procéder à des tests *in situ*, dans la zone de recherche, afin d'estimer l'erreur inhérente à chaque étude (Keating *et al.* 1991; Hays *et al.* 2001). Nous avons donc cherché à estimer l'erreur de localisation Argos dans notre propre aire d'étude sur l'île Bylot, en utilisant les colliers qui allaient être placés plus tard sur des animaux.

Estimation de l'erreur de localisation dans notre aire d'étude – protocole

En mai 2007, nous avons déployé douze unités en début de saison sur des supports fixes, divisées en trois groupes de quatre unités chaque. Chaque groupe était situé à une position-test distante des deux autres d'au moins 1 km, et dont la localisation exacte était estimée à l'aide d'un GPS portatif en faisant la moyenne de 100 localisations (Fig. 1.6). Finalement, chaque position-test correspondait à trois niveaux de couverture céleste, c'est-à-dire au pourcentage approximatif du ciel directement « visible » par l'émetteur, et estimé visuellement par l'observateur. Bien qu'étant approximatifs, ces trois niveaux sont représentatifs des différents types de reliefs qu'un renard peut rencontrer au cours de ses déplacements dans la zone d'étude, et qui pourraient affecter la qualité des localisations Argos. Ceci a donc permis de tester si le relief environnant avait un effet sur l'erreur de localisation. Les trois niveaux de visibilité étaient les suivants :

- *bonne* [66%-100%] : emplacement situé sur une petite colline dans une vallée de plusieurs km de long et de large,
- *intermédiaire* [33%-66%] : situé à flanc de coteau et cachant ainsi une partie du ciel,
- *limitée* [0%-33%] : situé dans une petite vallée profonde et étroite.

Les groupes de colliers émettaient de façon synchrone à chaque position-test durant quatre heures. Ils étaient ensuite arrêtés puis les positions de chaque groupe étaient interverties, de sorte que le lendemain les colliers émettaient depuis une position différente de la veille. Chaque collier a donc émis durant 4h à chaque position test. Ceci a permis de compenser un éventuel effet des colliers sur la qualité des localisations. Chaque collier était provisoirement fixé sur un contenant en plastique rempli d'eau afin de simuler la masse corporelle d'un animal, et de se rapprocher des conditions réelles.

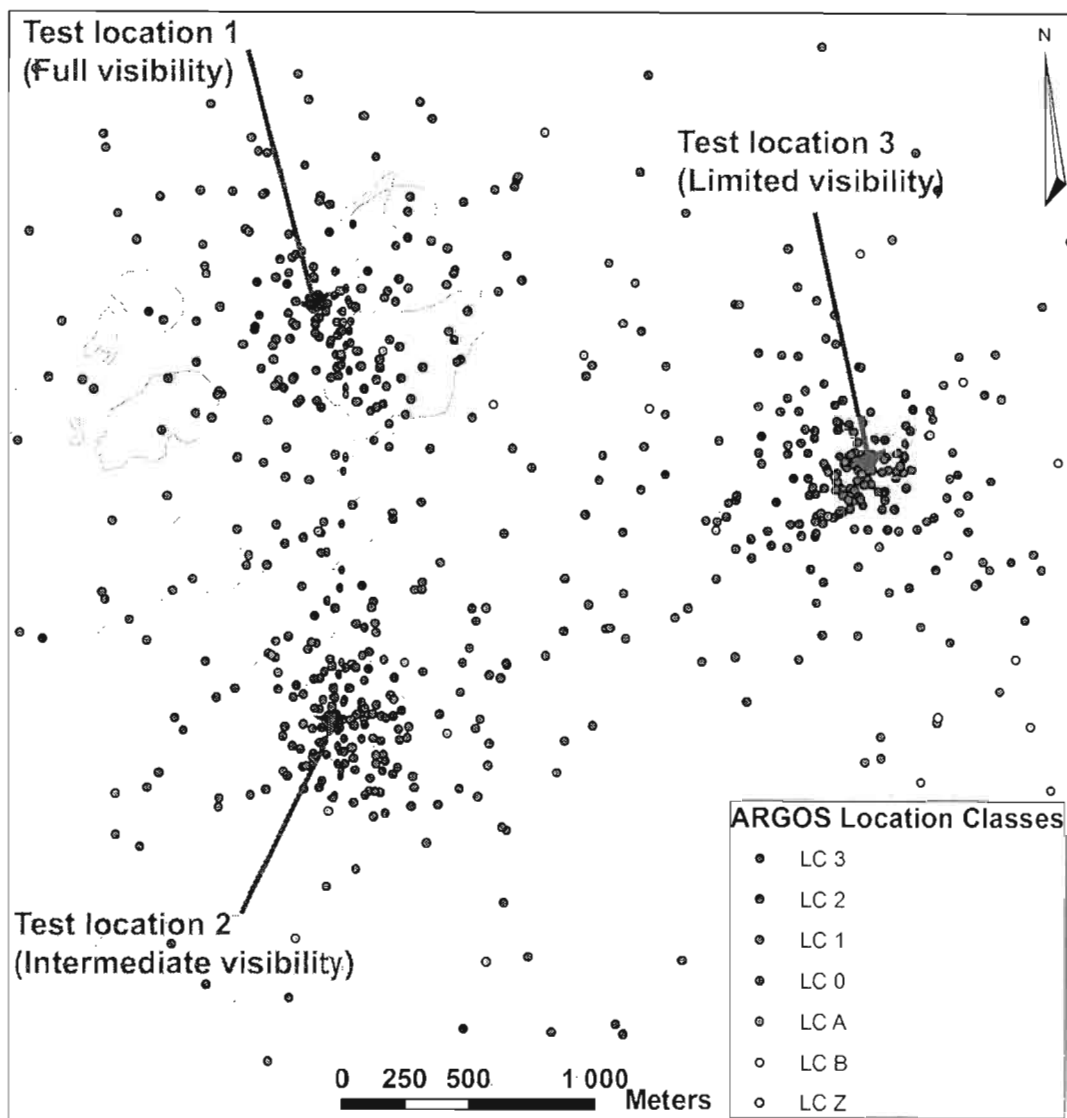


Figure 1.6 Emplacement relatif des trois positions-test utilisées pour estimer l'erreur de localisation de 12 colliers Argos suivant le pourcentage de couverture céleste cachée par le relief. Les courbes représentent les courbes de niveau (espacées de 10 m) et les zones grisées sont des plans d'eau. Test 1 : bonne [66%-100%]; Test 2 : intermédiaire [33%-66%]; Test 3 : limitée [0%-33%]. L'extrémité de chaque flèche indique l'emplacement de la position-test estimée par GPS.

Estimation de l'erreur de localisation dans notre aire d'étude – résultats

Les données ainsi acquises ont permis de comparer la proportion des positions estimées dans chaque classe de localisation (LC) en fonction de la couverture céleste pour chaque position-test (Fig. 1.7). De plus, les mêmes colliers (en plus de quatre autres) ont été utilisés par la suite sur 16 renards polaires marqués au courant de l'été 2007. Les données issues des colliers placés sur les animaux nous ont permis de comparer la proportion des positions estimées dans chaque LC lors des tests statiques et lors des mouvements réels sur des animaux (Fig. 1.7). Les tests nous ont montré que les LC majoritaires étaient toujours les trois meilleures, c'est-à-dire les LC 3, 2 et 1, que ce soit durant la phase de test des colliers ou bien une fois ceux-ci posés sur les animaux. Même si la proportion totale de LC 3, 2 et 1 était plus faible dans les localisations des mouvements réels des animaux, elle restait supérieure à 69% du nombre total de localisations obtenues, en tenant compte des LC 0, A, B et Z. Contrairement aux études en milieux marins (Vincent *et al.* 2002), le nombre de localisations de LC 3, 2 et 1 obtenu indique que les colliers Argos peuvent être utilisés de façon optimale sur des petits carnivores terrestres en Arctique, c'est-à-dire en maximisant le nombre de positions des meilleures LC disponibles avec Argos. Cela nous permet aussi d'exclure des analyses futures les LC 0, A, B et Z sans réduire radicalement la taille d'échantillonnage. L'analyse de l'erreur moyenne de localisation obtenue montre des différences marquées entre les LC (Fig. 1.8), qui correspondent assez bien à celles indiquées par le service Argos (CLS 2008). Les erreurs sur l'axe latitudinal sont légèrement moins élevées que sur l'axe longitudinal. Les résultats montrent une différence significative (intervalles de confiance à 95% distincts) entre les erreurs des différentes LC.

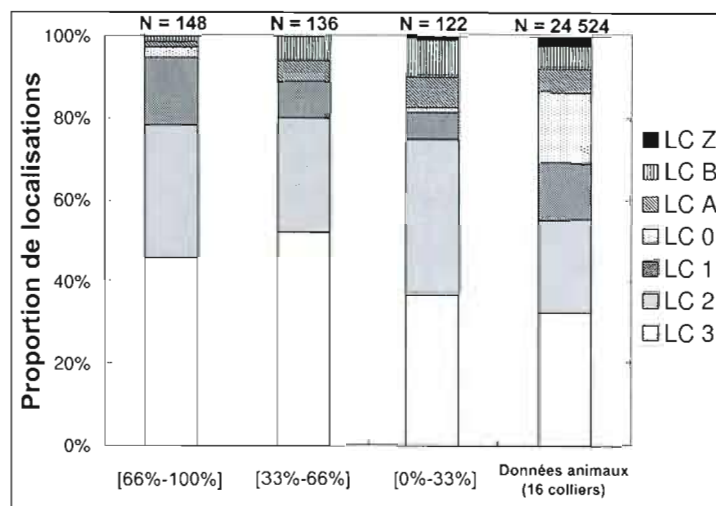


Figure 1.7 Proportion des positions estimées dans chaque classe de localisation (LC), en fonction de la couverture céleste correspondant à chaque position test (mai 2007), ainsi que pour des données de suivi de renards (juin à août 2007) sur l'île Bylot, Nunavut.

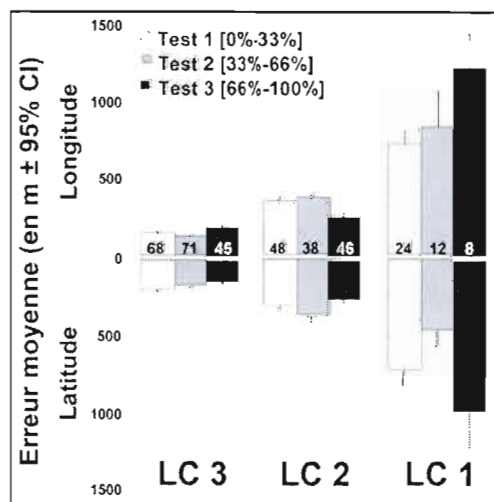


Figure 1.8 Erreur moyenne de positionnement (en mètres \pm intervalle de confiance à 95%) par le système Argos relativement à trois positions de référence (Test), estimée pour les trois meilleures classes de localisations (LC). Chaque position test correspond à un niveau de visibilité (couverture céleste) différent, indiqué entre crochets. Résultats basés sur les données de 12 colliers déployés sur l'île Bylot, Nunavut, Canada, en mai 2007. Les nombres à l'intérieur des histogrammes indiquent la taille d'échantillonnage dans chaque LC et à chaque position test ($N_{\text{total}}=360$ localisations).

Les effets dus au relief environnant diffèrent d'une LC à l'autre et ne montrent aucune tendance générale claire, sauf concernant le nombre de localisations obtenues. Il y a systématiquement plus de localisations à la position avec une visibilité bonne (Test 1), toutes LC confondues. La LC 1 présente une erreur moyenne plus élevée lorsque la visibilité est limitée, mais qui reste inférieure à la valeur de 1000 m indiquée par Argos. Tous niveaux de visibilité confondus les erreurs maximales en longitude étaient : 4,087 m (LC1), 1,213 m (LC2) et 744 m (LC3). Les erreurs maximales en latitude étaient : 2,690 m (LC1), 1,270 m (LC2) et 1,001 m (LC3).

Ces résultats confirment que la précision des données Argos ne permet pas d'aborder des questions sur la sélection de l'habitat à fine échelle, mais semble adéquate pour étudier les mouvements à grande ou moyenne échelle, incluant la détermination de la taille et de la position des domaines vitaux. Une caractéristique importante des données Argos est la variabilité importante dans l'erreur de localisation, avec des valeurs maximales pouvant atteindre plusieurs kilomètres pour la LC 1. Pour corriger ce problème, toutes les données Argos utilisées dans ce travail ont été filtrées afin d'éliminer toutes les localisations qui impliquent une vitesse de déplacement trop élevée par rapport à un seuil que nous avons fixé en utilisant des données GPS sur la même espèce (A. Tarroux et D. Berteaux, données non publiées). La méthode de filtrage est expliquée dans la section 3.2.3.

1.3.3 Analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote en écologie

Un outil de plus en plus utilisé

L'analyse des isotopes stables (ci-après AIS) du carbone et de l'azote est un outil dont la courbe d'utilisation a suivi une croissance exponentielle en écologie suite à la publication que quelques études-clefs à la fin des années 1970 (DeNiro & Epstein 1977, 1978, 1981). Une de ses utilisations principales en écologie est l'étude du régime alimentaire et de la niche trophique des individus et populations animales (Dalerum & Angerbjörn 2005; Kelly *et al.* 2006; Newsome *et al.* 2007). En effet, les tissus des consommateurs sont synthétisés à partir des nutriments dérivés des tissus de leurs proies, et reflètent donc la composition isotopique de ces derniers de façon prédictible (DeNiro & Epstein 1981; Kelly 2000; Crawford *et al.*

2008). Une recherche bibliographique montre que depuis 2007 environ 170 à 200 études directement basées sur l'utilisation de cette technique sont publiées annuellement en écologie, zoologie et sciences de l'environnement¹. Malgré cette augmentation rapide en douze ans (avant 1998 le nombre annuel était toujours < 20; Kelly 2000), il a été récemment avancé que cet outil restait sous-exploité relativement à son potentiel, en particulier relativement à l'étude des mammifères (Crawford *et al.* 2008).

Intérêts et limitations de l'analyse isotopique

L'AIS permet de contourner certaines limites propres aux analyses plus conventionnelles du régime alimentaire, comme l'analyse des fèces ou des contenus stomacaux (Angerbjörn *et al.* 1994; Dalerum & Angerbjörn 2005). Par exemple, elle permet d'obtenir une image moyenne du régime alimentaire d'un individu sur une période donnée, laquelle varie de quelques jours à quelques mois ou années, suivant le tissu utilisé (Kelly 2000). Les autres techniques donnent plutôt une image instantanée des ressources qui ont été ingérées, alors que les rapports isotopiques dans les tissus des consommateurs reflètent la portion réellement assimilée des ressources ingérées (Kelly 2000).

Parallèlement à ces avantages non négligeables, il existe des limitations importantes concernant l'utilisation de l'AIS en écologie. Ainsi, cette technique ne peut s'appliquer que dans des systèmes trophiques où les différences entre les sources potentielles, en termes de rapports isotopiques, sont suffisamment importantes : deux sources complètement différentes ayant les mêmes rapports isotopiques ne seront pas distinguables l'une de l'autre (Peterson & Fry 1987). Un autre problème important concerne la connaissance des voies métaboliques empruntées par les isotopes du carbone ou de l'azote suivant la source dont ils proviennent (protéique, lipidique ou glucidique) et les tissus dans lesquels ils seront incorporés (Gannes *et al.* 1997; Martínez del Río *et al.* 2009). Généralement, ces voies sont mal connues et

¹ Recherche, sur le site de *Web of Science*, de tous les articles dont le titre contient les mots « *stable isotope* » ou « *isotopic* », dont le sujet contenait les mots « *carbon* » ou « *nitrogen* » et publiés dans les catégories « *biodiversity & conservation* » ou « *environmental sciences & ecology* » ou « *zoology* », entre 1966 et 2010. Accès le 16 janvier 2011.

complexes. Une question concerne particulièrement le devenir des isotopes constituant les lipides ingérés par un consommateur : les lipides ont en effet des rapports isotopiques très différents des protéines (DeNiro & Epstein 1977) et peuvent donc fausser l'interprétation des rapports isotopiques d'un tissu donné si celui-ci n'a été créé qu'à partir des constituants protéiques d'une proie. Si le tissu de la proie échantillonnée contient une fraction lipidique, alors son rapport isotopique sera différent des protéines qui seules ont été utilisées (Post *et al.* 2007; Logan *et al.* 2008). Il a été souvent conseillé, par précaution, de retirer chimiquement la fraction lipidique des échantillons analysés, mais jusqu'à présent aucun consensus n'a été trouvé à ce sujet (Post *et al.* 2007; Ricca *et al.* 2007). Bien qu'une solution soit en effet d'effectuer plus d'études expérimentales sur ces questions (Gannes *et al.* 1997; Martínez del Rio *et al.* 2009), il existe des façons d'aborder ce type de problème afin d'améliorer notre compréhension des systèmes trophiques que nous étudions et des conséquences que certaines manipulations (comme l'extraction lipidique) peuvent avoir sur l'interprétation des interactions trophiques au sein de ces systèmes. Un des objectifs connexes de ce projet de thèse a ainsi été d'élaborer une approche permettant de simuler les effets de ce type de manipulation sur l'interprétation biologique des interactions trophiques.

Au-delà du régime alimentaire : niche trophique et variation interindividuelle

Comme pour d'autres espèces, de plus en plus d'études utilisent l'AIS pour déterminer la proportion des différentes ressources dans le régime alimentaire du renard polaire (Angerbjörn *et al.* 1994; Roth 2002; Giroux 2007; Samelius *et al.* 2007). Ces études ont mis en évidence l'importance, chez cette espèce, des apports des ressources allochtones provenant des écosystèmes marins (Angerbjörn *et al.* 1994; Roth 2002) ou terrestres tempérés (Giroux 2007; Samelius *et al.* 2007). Elles ont aussi montré que ces apports pouvaient varier dans l'espace à échelle très vaste, par exemple du Groenland à la Scandinavie (Angerbjörn *et al.* 1994) ou très locale, sur les quelques km entourant une colonie d'oiseaux migrateurs (Giroux 2007). Finalement, elles ont permis d'expliquer les variations interannuelles dans l'utilisation des ressources allochtones en fonction des fluctuations d'abondance des ressources autochtones (lemmings, rennes, *etc.*) (Roth 2002; Giroux 2007; Samelius *et al.* 2007). La plupart des études sur l'utilisation des ressources par le renard polaire avaient une approche globale, à l'échelle de la population d'étude, mais s'intéressaient plus rarement aux variations

interindividuelles et à leurs causes. Cependant, Angerbjørn *et al.* (1994) mentionnent l'existence de variations importantes entre les individus d'une même population : bien qu'ils n'aient pas testé les causes potentielles de cette variation, ils avancent qu'elle pourrait être due à la territorialité entre individus, qui empêcherait certains d'entre eux d'accéder aux ressources marines.

1.4 Plan de la thèse

Le reste de la thèse est divisé en quatre chapitres (Chapitres II à V), ainsi qu'une conclusion générale (Chapitre VI).

Le second chapitre répond à l'objectif 1 en démontrant et en quantifiant, pour la première fois chez des individus adultes, la capacité de déplacement dont peut faire preuve cette espèce, à la fois en terme de vitesse (jusqu'à 90 km par jour) mais aussi de distance parcourue (jusqu'à 600 km du territoire estival). Ces résultats permettent notamment d'expliquer pourquoi il y a si peu de variations génétiques entre les différentes populations de renards polaires à l'échelle circumpolaire. Ils montrent aussi que cette espèce extrêmement mobile peut facilement utiliser la banquise pour y trouver des ressources marines. Ce second chapitre est publié dans la revue *Polar Biology*.

Le troisième chapitre répond à l'objectif 2 en montrant que la taille des domaines vitaux individuels en été est influencée par les variations spatio-temporelles des ressources. Nous montrons que les mouvements hivernaux à l'extérieur de ces domaines vitaux estivaux sont très variables d'un individu à l'autre : certains individus agrandissent leur domaine vital en hiver pour y inclure une grande proportion de banquise, alors que d'autres le maintiennent à peu près constant et sur la terre ferme. L'abondance des ressources au sein du domaine vital estival est négativement corrélée à l'éloignement moyen du domaine vital durant les mouvements hivernaux. L'abondance de ressources autochtones (lemmings) et allochtones d'origine tempérée (oies des neiges) influence les mouvements à l'extérieur du domaine vital durant la période hivernale. Ces mouvements correspondent à des modèles de recherche de nourriture théoriquement adaptés à des habitats imprévisibles où les ressources sont très

éparses. Tous les renards semblent utiliser la banquise à un moment ou un autre de l'hiver, même sur de très courtes périodes. Ce troisième chapitre est un manuscrit préparé en vue d'une soumission à la revue *Animal Behaviour*.

Afin de mieux répondre à l'objectif 3, nous avons ajouté un chapitre portant sur une question technique cruciale reliée à la méthode de l'analyse des isotopes stables et l'utilisation de modèles Bayesiens de mélange isotopique afin de reconstituer le régime alimentaire. En se basant sur cette méthode, qui est de plus en plus utilisée en écologie, le quatrième chapitre propose une nouvelle approche pour déterminer la sensibilité des modèles utilisés pour la détermination du régime alimentaire. Cette approche a été développée grâce à une collaboration avec des chercheurs de l'Université de Tromsø, en Norvège. Ce travail est publié dans la revue *Methods in Ecology and Evolution*.

Le cinquième chapitre répond directement à l'objectif 3, en montrant que les variations temporelles de la niche trophique à l'échelle de la population peuvent être expliquées par des caractéristiques individuelles telles que le statut reproducteur ou le sexe. La modélisation du régime alimentaire, basée sur l'analyse isotopique, a permis de montrer que les individus non reproducteurs semblent utiliser beaucoup plus les ressources marines au printemps, alors que les individus reproducteurs utilisent surtout les ressources terrestres. Cette variation interindividuelle permet d'expliquer les variations temporelles observées à l'échelle de la population. C'est un important pas en avant dans notre compréhension des liens trophiques entre les écosystèmes terrestres et marins de l'Arctique, via un prédateur terrestre très mobile. Ce quatrième chapitre est un manuscrit préparé en vue d'une soumission à la revue *Journal of Animal Ecology*.

Chapitre II

Northern nomads: ability for extensive movements in adult arctic foxes

Arnaud Tarroux, Dominique Berteaux and Joël Bêty

(Polar Biology, 2010. Issue 33: 1021-1026)

Contributions des auteurs (initiales)

Mise en place du protocole expérimental (AT)

Récolte des données (AT)

Analyse des données (AT)

Rédaction du manuscrit (AT)

Commentaires et correction du manuscrit (AT, DB, JB)

Financement (DB, JB)

Résumé

En juillet 2008, nous avons posé des colliers satellites Argos sur des renards polaires adultes et reproducteurs sur l'île Bylot, Nunavut, Canada. Nous avons suivi leurs mouvements sur un cycle annuel complet. Nous présentons les données du suivi de deux individus, une femelle et un mâle, qui se sont beaucoup déplacés de février à juillet 2009, sur des distances minimales de 4,599 km et 2,193 km, respectivement. Nous avons enregistré des vitesses élevées et soutenues, sur terre et sur la banquise, qui atteignaient 90 km/jour pour la femelle et 88 km/jour pour le mâle. Nos données confirment que les renards polaires peuvent se déplacer sur des vastes distances et à des vitesses 1,5 fois supérieures à celles mesurées jusqu'alors chez cette espèce. Il s'agit de la première étude présentant un suivi satellite détaillé de renards polaires adultes et pendant un cycle annuel complet. Nos résultats ont des implications pour notre compréhension des capacités de navigation, de l'utilisation des ressources, des interactions trophiques avec les populations de lemmings, et de la structure génétique des populations de renards polaires.

Mots-clés

Alopex, suivi satellite Argos, île Bylot, dispersion, *Vulpes lagopus*, glace de mer, banquise

Abstract

In July 2008 we outfitted reproductively active adult arctic foxes with satellite tracking collars on Bylot Island, Nunavut, Canada and recorded their movements over a complete annual cycle. We present the tracking data from two individuals, one female and one male, who traveled extensively from February to July 2009, covering minimum distances of 4,599 km and 2,193 km, respectively. We recorded high and sustained travel rates on both land and sea ice that reached 90 km/day for the female and 88 km/day for the male. Our data confirm that arctic foxes can move extensively and demonstrate sustained travel rates that are 1.5 times those previously measured for the species. Our study is the first presenting detailed year-round satellite tracking of adult arctic foxes and has implications for our understanding of navigational abilities, foraging ecology, trophic interactions with lemming populations, and genetic population structure of arctic foxes.

Keywords

Alopex, Argos satellite tracking, Bylot Island, dispersal, *Vulpes lagopus*, sea ice

2.1 Introduction

Long distance movements of canids are often linked to key features of their ecology such as foraging (Frame *et al.* 2004) or dispersal (Wabakken *et al.* 2007), which can ultimately influence population structure. The arctic fox (*Vulpes lagopus* L.) is a small carnivore (ca. 3-5 kg; Audet *et al.* 2002) recognised as a key predator in the arctic terrestrial ecosystem (Angerbjörn *et al.* 1999; Bêty *et al.* 2002). Space use patterns are still poorly understood in this species, although they have stimulated the interest of ecologists for several decades (e.g. Macpherson 1968; Northcott 1975). By furthering our understanding of arctic fox movements, we can increase our comprehension of other aspects of their ecology. At the individual level, movement ability can directly influence dispersal (Tannerfeldt & Angerbjörn 1996), as well as foraging capacity in other habitats, such as sea ice, during periods of local inland food shortage (Roth 2002; Pamperin *et al.* 2008). At the population level, movements directly influence gene flow among populations (Dalén *et al.* 2005). At the ecosystem level, movements of arctic fox may influence the population dynamics of their main prey (Krebs *et al.* 2002), for example, through large-scale synchronization of lemming cycles.

Arctic foxes are expected to be more mobile than other canids, due to notable fluctuations in resource levels that are characteristic of the low-productivity arctic ecosystems (Frafjord & Prestrud 1992; Fuglei *et al.* 2003). Although their summer home ranges are relatively small (Eide *et al.* 2004), individuals are capable of remarkably extensive winter travel (i.e., >1,000 km); evidence of these movements was collected several decades ago through recovery of tagged individuals, particularly in Alaska and Canada (Chesemore 1968a; Macpherson 1968; Northcott 1975; Eberhardt & Hanson 1978; Eberhardt *et al.* 1983). Recently, a study based on satellite telemetry showed that, during juvenile dispersal, young foxes in Alaska traveled up to 2,700 km on sea ice over five months (Pamperin *et al.* 2008). Furthermore, the existence of large-scale winter migrations has been reported in Canada and in Russia (Chesemore 1968a; Wrigley & Hatch 1976), although it was never clearly demonstrated if it was true migration (involving a return) or massive dispersal. Winter nomadic movements, that are sporadic movements of individuals outside their normal home

range, have sometimes been considered rare in this species (Audet *et al.* 2002), especially in certain areas of its range like in Fennoscandia (Strand *et al.* 2000). However, in most of the species range, winter movements have received relatively little attention (but see Pamperin *et al.* 2008). More information is therefore needed to know the frequency of occurrence of such displacements throughout the annual cycle.

We present results from an ongoing study on population dynamics, resource use, and movements in a population of arctic foxes from the Eastern Canadian Arctic. In June-July 2008 we outfitted twelve adult arctic foxes with Argos satellite collars to monitor their year-round movements. Among these twelve individuals, two showed extensive, large-scale movements whose analysis gives new insights about the travel capacity of this species. Here we describe the movements of these two individuals and discuss their implications for other questions on the ecology of arctic foxes.

2.2 Methods

2.2.1 Study area

We worked in the southern plain of Bylot Island (73° N, 80° W), which is part of Sirmilik National Park, Nunavut, Canada. A small region of the island offers suitable denning habitats for arctic foxes (Szor *et al.* 2008). The rest of the island is mainly comprised of a large barrier glacier. Foxes prey mostly on lemmings and migratory birds, primarily nesting snow geese (*Chen caerulescens atlantica*) (Careau *et al.* 2008). Local Inuit traditional ecological knowledge suggests that sea ice surrounds Bylot Island from late October to late July and that some arctic foxes forage on the sea ice when it is present (Gagnon & Berteaux 2009).

2.2.2 Capture and satellite tracking

We captured 12 adult foxes in June-July 2008 using padded foot traps (model Softcatch # 1, Oneida Victor Ltd, USA). We anaesthetized the animals using a combination of medetomidine (0.05 mL/kg) and ketamine (0.03 mL/kg) and fitted them with 95-g collars bearing Argos Platform Transmitter Terminals (PTT), Model Kiwisat 202, Sirtrack Ltd, New

Zealand. We then used atipemazole (0.05 mL/kg) as an antidote to the anaesthetic before releasing individuals at their capture site. Between 1 June to 15 August, positions were recorded daily for one 4 hour period (4 hr on, 20 hr off); during 15 August to 31 May positions were recorded every second day for one 4 hour period (4 hr on, 44 hr off). Repetition rate was set to 60 seconds and we recovered data through the Argos System (CLS 2008).

During the following year, only two (a 3.3-kg female and a 4.0-kg male) of the twelve adults fitted with a PTT showed extensive movements. All the other foxes remained within 100 km of Bylot Island and their movements do not fit the subject of this paper. The female was first captured and ear-tagged as an adult on 26 May 2007, but was recaptured and then collared on 4 July 2008; the male was first captured and collared on 19 June 2008. They both reproduced successfully in 2008 in two different dens, raising litters of at least eleven (for the female) and nine (for the male) pups.

2.2.3 Data processing and analyses

We used a geographical information system (GIS; ESRI ArcGIS vers. 9.3) to project locations in the Canada Albers Equal-Area Conic system, which is adapted to projections at large scale and oriented mainly on an east-west axis (Harvey 2008). We first removed all positions with a location class (LC) 0, A, B, or Z, corresponding to large (>1,500 m) or unquantifiable positioning errors. Therefore, we kept only LC 3, 2 and 1 positions, typically corresponding to errors of <150 m, <350 m, and <1,000 m, respectively (CLS 2008). We considered this level of precision to be suitable to analyze such large-scale movements. Then, using projected coordinates, we filtered Argos data through Microsoft Access/Visual Basic recursive routines in order to exclude all locations resulting in unrealistic speed values (>20 km/h for more than 10 min). Finally, we kept one location per day from 1 June to 15 August and one location every second day from 15 August to 31 May. Due to occasional gaps in the data set, the average interval between successive locations was 24.6 ± 0.4 hr SE from 1 June to 15 August and 49.7 ± 0.9 hr SE from 15 August to 31 May. We used $n_f=212$ locations for the female (21% LC3, 39% LC2, and 40% LC1) and $n_m=217$ locations for the male (21%

LC3, 35% LC2, and 44% LC1). We used the GIS to map filtered locations and the Hawth's Analysis Tools extension (Beyer 2004) to derive tracks from these locations.

We defined the centre of the 2008 summer home range as the barycentre of all filtered locations collected between 17 July and 15 August 2008. We calculated average travel rates (km/day) assuming straight-line movements between locations. To compare our results to those from other studies, we used the Hawth's Analysis Tools extension to calculate 100% Minimum Convex Polygons (MCP) as estimates of the surface potentially covered annually by arctic foxes. We also calculated the daily distance covered (km/day), averaged by month, to compare movement characteristics between seasons.

2.3 Results

Foxes revealed complex and heterogeneous movement patterns through their annual cycle (Fig. 2.1). The female had the most extensive movements and traveled up to 600 km away from the centre of her 2008 summer home range (Fig. 2.1). The male had less extensive movements but still travelled as far as 486 km away from the centre of his 2008 summer home range. The total annual distance covered by the female was at least 4,919 km and 2,597 km for the male. However, both individuals had higher movement rates from February to July 2009 (Fig. 2.2): during that 5.5 month period, the female covered 4,599 km (93.5 % of the total annual distance) while the male covered 2,193 km (84.4 % of the total annual distance). The annual 100% MCPs were 305,481 km² and 171,280 km² for the female and male, respectively.

Movements of both individuals were restricted to the vicinity of their 2008 summer home ranges until February (female) or March 2009 (male; Fig. 2.1). The female later returned to Bylot Island on two occasions, 22 April and 26 May 2009, but did not return to her previous summer home range and travelled west to eventually settle on Somerset Island (73° N, 96° W) in June 2009, that is >400 km from Bylot. In contrast, the male returned to his previous summer home range in May 2009. Based on analysis of successive locations, we estimated maximum travel rates of 90 km/day for the female and 88 km/day for the male. The

track of the female was directional from 28 May to 3 June (average bearing $247^{\circ} \pm 2^{\circ}$ SE; Fig. 2.1). The average distance covered per day was highest from March to May for the male and from February to July 2009 for the female (Fig. 2.2). It confirms that the female did not establish a restrained home range in summer 2009, as opposed to the male, whose daily distances covered were similar in July of both years. It is noteworthy that despite her departure, the female's mate from 2008 was still present in the research area in June 2009, at the same den where they had raised a litter together on the previous summer. In July 2009, the male that we had tracked for a full year was also confirmed to be in the vicinity of his 2008 den.

Substrate had little influence on travel rate as we observed high rates on both sea ice and tundra. Both foxes were present on sea ice during November 2008 to July 2009, with 42% (female) and 22% (male) of their locations being reported from sea ice locations (Fig. 2.1). Use of sea ice was associated either with long distance and directional movement bouts (June 2009) or to stays in more restricted areas (April 2009).

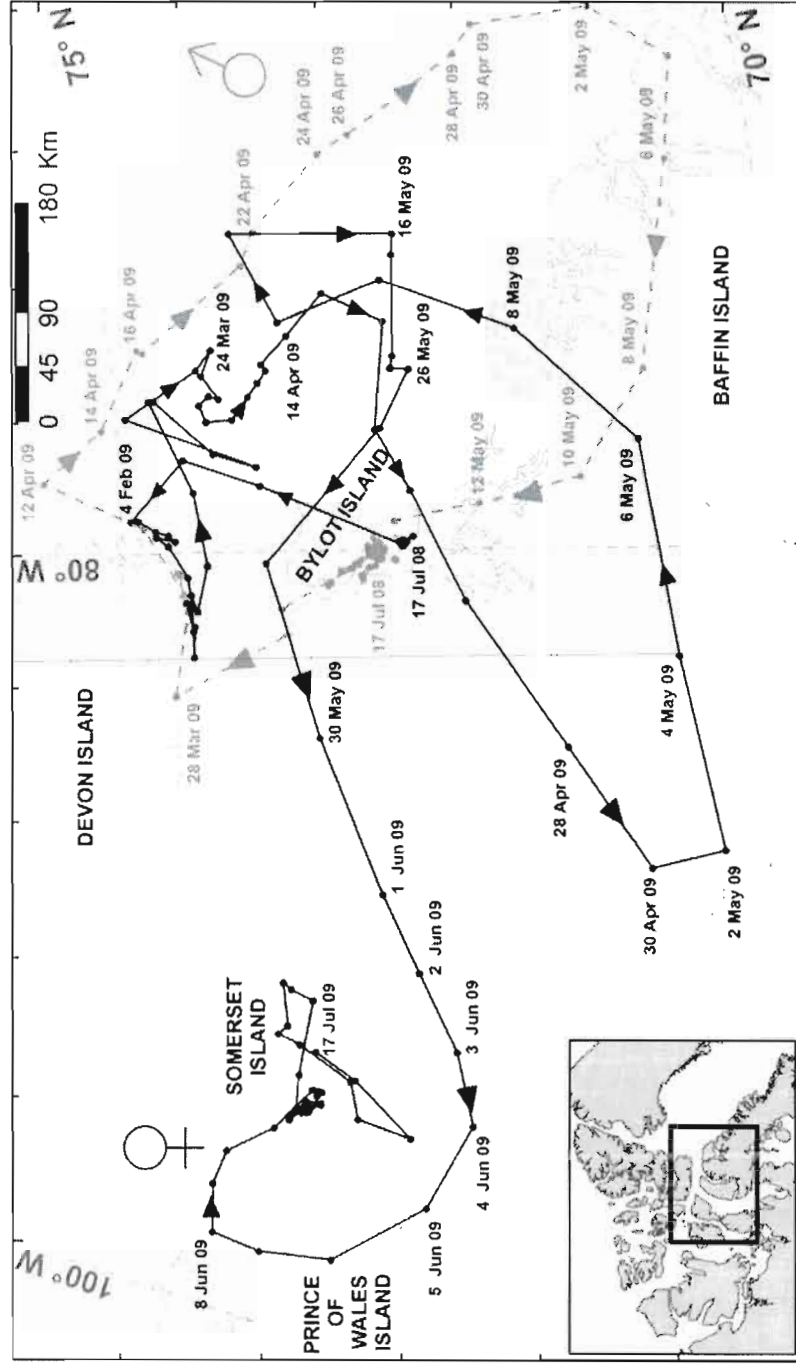


Figure 2.1 Locations and estimated straight-line movements of one female (continuous line) and one male (dashed line) adult arctic fox tracked using satellite telemetry in the Eastern Canadian Arctic from 17 July 2008 to 17 July 2009. Time intervals between successive locations were approximately 24h (17 July 2008–15 August 2008) or 48h (15 August 2008–17 July 2009). The extreme distance, i.e., distance between the two outermost locations along a given movement path (Frafjord & Prestrud 1992), was 852 km for the female and 675 km for the male. Map projection is Canada Albers Equal-Area Conic, NA

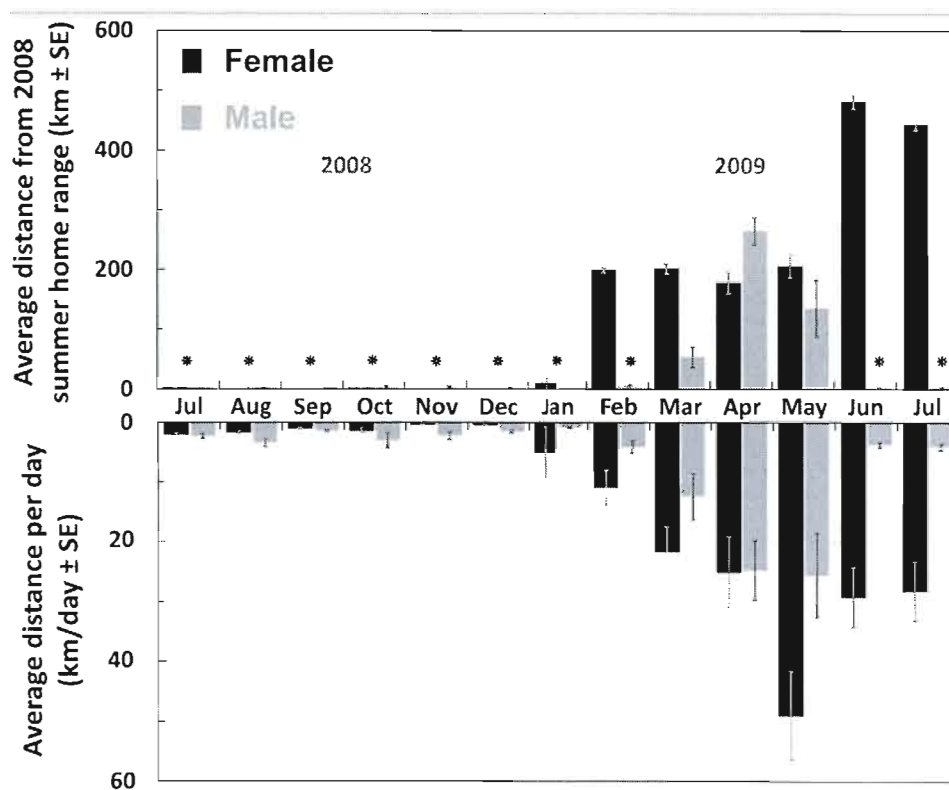


Figure 2.2 Monthly average (\pm SE) distances from previous summer home ranges (upper panel) and monthly average (\pm SE) travel rates (lower panel) for two adult arctic foxes tracked using satellite telemetry in the Eastern Canadian Arctic, July 2008-July 2009. In the upper panel, all distance values <10 km are considered to be very close to the previous year's home range and are indicated by a star (*)

2.4 Discussion

Our results demonstrate the ability of arctic foxes to cover large distances over very short time periods. The recorded travel rates of 90 km/day are at least 1.5 times greater than those previously reported for this species (24 km/day, Eberhardt & Hanson 1978; maximum rate ever reported: 61 km/day, Pamperin *et al.* 2008). The female showed average travel rates >61 km/day for 26 days, including 9 consecutive days from 28 May to 7 June. The male showed an average travel rate >61 km/day only for one day. The average daily travel rate for our

marked foxes reached its maximum when local sea ice cover was close to 100%, and ice thickness was >1.2 m (Canadian Ice Service 2009). In the case of the female and during the period when she had the highest travel rates (from 24 April to 8 May and from 28 May to 3 June) this ice was landfast, static ice formed within the archipelago: it is therefore highly unlikely that she was travelling on drifting ice, as has been mentioned earlier (Northcott 1975; Eberhardt *et al.* 1983; Pamperin *et al.* 2008). The male was travelling on the pack ice of Baffin Bay, where ice southward movements can reach 13 km/day (15 cm/s) in winter and early spring (Tang *et al.* 2004). However, the fastest travel rates were recorded on land for the male, from 6 to 8 May 2009 (Fig. 2.1).

We assumed straight-line movements between successive locations, and thus negatively biased our estimates of average travel speeds and total distances covered when foxes stayed within the same area for an extended period, e.g., from June to December 2008. However, our calculated values are likely more representative of true speeds and distances traveled when animals were moving directionally over long distances, e.g., from March to June 2009. Yet, we may still have underestimated the travelling capacity of this species. When moving on the pack ice, net travel rates of arctic foxes could thus be even higher when ice and fox move in the same direction and their speeds are thus added (Tang *et al.* 2004).

Information from resighting of marked individuals had revealed that foxes are capable of travelling up to 2,300 km from their summer home range (Sdobnikov 1940; Macpherson 1968; Garrott & Eberhardt 1987; Samelius 2006). However, associating this information to detailed knowledge regarding travel rates and individual fates (e.g., returning to their previous home range or not) has important implications for our understanding of the ecology of this species. In particular, our results have implications for our understanding of the navigational abilities, foraging ecology, effect on lemming cycles, and genetic population structure of arctic foxes.

2.4.1 Navigational abilities

The existence of homing, and therefore navigational, abilities in arctic foxes has already been questioned (Macpherson 1968; Wrigley & Hatch 1976). The movements of the male show that an adult fox can return to the same den after moving 486 km away without retracing his route; this follows the definition of homing (Caldwell & Nams 2006). Movements of the female also show that foxes possess navigational abilities, allowing them to follow precise bearing over long distances and during several days. The fact that, on two occasions, the female returned to Bylot after having moved several hundreds of kilometres away further supports the hypothesis that foxes can orientate themselves over large areas and long periods of time.

2.4.2 Foraging ecology

In June 2009 the female travelled at high speed for nine consecutive days, while maintaining a very precise bearing, regardless of the substrate she was travelling on (sea ice or land). Our observations fit with those of Wrigley and Hatch (1976) who report arctic foxes in the former U.S.S.R. “travelling singly for days and nights without stopping”. Zollner and Lima (1999) predicted through modeling that an animal searching for resources over long distances would optimize its search by following nearly straight paths, especially when crossing unsuitable habitat and irrespective of the degree of patchiness in resource distribution. Although we have no data on the motivation of the female, her movements fit Zollner and Lima’s (1999) predictions and may thus indicate that she was crossing unsuitable habitat with low resource levels. The total minimum distances covered in one year by foxes and the corresponding 100% MCPs were comparable to what has been observed in polar bears (*Ursus maritimus*) off the coasts of Greenland and Svalbard (Wiig *et al.* 2003; Andersen *et al.* 2008). It confirms that foxes may be capable of following polar bears in winter to scavenge on remains of marine mammals (Chesemore 1968b). Little information is available about movements of polar bears in winter in the Bylot Island area. Nonetheless, experts from the local Inuit community of Pond Inlet have mentioned observations of arctic foxes feeding on carcasses of sea mammals left by polar bears (Gagnon & Berteaux 2009).

2.4.3 Lemming cycles

The arctic fox is considered as an opportunistic specialist, behaving as a generalist predator with a preference for microtine rodents (Elmhagen *et al.* 2000). Nomadic predators, acting like generalist predators that increase predation pressure when prey is more abundant, can influence prey population cycles by maintaining these cycles through time (Angerbjörn *et al.* 1999; Gilg *et al.* 2003) and by synchronizing them through space (Hanski *et al.* 1991; Ims & Andreassen 2000; Hanski *et al.* 2001; Krebs *et al.* 2002). During lemming peaks, rapid local increases in numbers of adult foxes (e.g. Gilg *et al.* 2003) can be explained by fox movements. Lemming abundance was high (peak) on Bylot Island in 2008 but lower in 2009 (G. Gauthier, unpublished data). Whether it could have triggered the movements of the two tracked individuals is unclear to us, especially given the fact that most other individuals remained close to Bylot Island. Because the spatial scale at which these movements can occur determines the scale at which foxes can stabilize and synchronize lemming cycles, Krebs *et al.* (2002) called for more effort in satellite tracking of mobile predators.

The annual 100% MCPs reported here represented 21.4% (for the female) and 12.0% (for the male) of the Canadian Arctic Archipelago (*ca.* 1.4 million km²). Even though individual foxes cannot intensively use their whole polygon area, it shows that they can find high-density populations of lemmings located far away from their territory, and therefore act as synchronizing agents of lemming cycles at large spatial scales. The strength of this synchronizing force should depend, however, on the strength of the numerical response generated by large-scale movements of foxes (Ydenberg 1987). One priority of future satellite telemetry studies should thus be to gather data at the population level to evaluate the proportion of foxes which choose to disperse over a large spatial scale during episodes of local food scarcity. Another priority should be to link prey abundance to fox movements, in order to test the hypothesis that individuals disperse from low-food to high-food locations.

2.4.4 Gene flow among populations

Arctic foxes usually mate in March-April (Audet *et al.* 2002), which corresponds to the period when we observed large scale movements (Fig. 2.1 and 2.2). Such movements likely promote interbreeding between populations and help explain the low genetic differentiation measured among circumpolar populations of foxes connected by sea ice (Dalén *et al.* 2002; Dalén *et al.* 2005; Geffen *et al.* 2007). Physical barriers, preventing or impeding movements, can influence the structure of fox populations both at the scale of the whole Arctic region (Geffen *et al.* 2007) and at a regional scale, within a population (Norén *et al.* 2009). Future decreases of sea ice extent will undoubtedly lead to a loss of connectivity between islands (Fuglei & Ims 2008) and thus between fox populations.

Acknowledgements

We thank (alphabetical order): A. Bourbeau-Lemieux, M.-C. Cadieux, C. Cameron, A. Desjardins, D. Duchesne, G. Gauthier, F. Racine, E. Tremblay, for help with data collection. N. Lecomte and M. Fast provided valuable comments on earlier versions of this manuscript. We thank D. Piepenburg, one anonymous reviewer, N. Pamperin and A. Angerbjörn for providing useful suggestions on this manuscript. We are indebted to the Parks Canada Agency and to the Mittimatalik Hunters and Trappers Organization for allowing us to work in Sirmilik National Park of Canada. This study was supported by (alphabetical order): Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs, Environment Canada, Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies, Indian and Northern Affairs Canada, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Nunavut Wildlife Management Board, Parks Canada, Polar Continental Shelf Program, Université du Québec à Rimouski (UQAR), and Université Laval. Capture techniques and immobilization procedures were approved by the UQAR Animal Care Committee (permit # CPA32-08-62) and field research by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada (permit # SNP-2007-1070 amended on 8 May 2008). This is PCSP contribution # 005-10.

Chapitre III

Seasonal variation in space use patterns of an arctic terrestrial carnivore: resource abundance influences summer home range size and winter movements

Arnaud Tarroux, Dominique Berteaux, Arnaud Mosnier, and Joël Bêty

Manuscrit en préparation en vue d'une soumission à *Animal Behaviour*

Contributions des auteurs (initiales)

Mise en place du protocole expérimental (AT)

Récolte des données (AT)

Analyse des données (AT, AM)

Interprétation des résultats (AT, JB, DB)

Rédaction du manuscrit (AT)

Commentaires et correction du manuscrit (AT, JB, DB, AM)

Financement (DB, JB)

Résumé

D'après les théories écologiques, un comportement optimal de recherche de nourriture devrait conduire à minimiser les dépenses énergétiques (mouvements) tout en maximisant l'apport énergétique (alimentation). Par conséquent, des prédateurs devraient adapter leurs patrons d'utilisation de l'espace en fonction de la quantité et de la distribution de leurs proies. Des variations spatiotemporelles de grande amplitude dans l'abondance des ressources se produisent dans l'écosystème de la toundra arctique. Cependant, peu d'études ont porté sur leur influence sur les patrons d'utilisation de l'espace chez les prédateurs terrestres de l'Arctique, en particulier en hiver lorsque les ressources sont rares.

Notre objectif principal était d'étudier l'influence des variations d'abondance des ressources sur les patrons d'utilisation de l'espace en été et en hiver chez un carnivore terrestre de l'Arctique. Nous avons suivi 18 renards polaires adultes à l'aide d'émetteurs satellites Argos entre juillet 2007 et septembre 2009. Nous rapportons et quantifions, pour la première fois via un suivi régulier satellite à long terme, les changements saisonniers dans les patrons d'utilisation de l'espace chez cette espèce. Nous avons testé trois hypothèses : (1) la taille du domaine vital estival est influencée par l'abondance des ressources, (2) l'étendue des mouvements hivernaux est influencée par l'abondance de la nourriture en été et en hiver et (3) les mouvements hivernaux à l'extérieur du domaine vital estival suivent des modèles de déplacements de Lévy qui, théoriquement, permettent d'optimiser la quête alimentaire lorsque les ressources sont très dispersées.

La taille du domaine vital estival et l'étendue des mouvements l'hiver suivant étaient négativement corrélées à l'abondance des ressources en été. Lors des années de faible abondance, les individus situés loin des zones à forte densité de ressources en été (colonie d'oies des neiges) avaient un domaine vital plus grand et voyageaient plus loin en hiver. L'étendue des mouvements hivernaux était aussi négativement corrélée à l'abondance des ressources au sein du domaine vital en hiver. Tous les individus ont utilisé, au moins en partie, la banquise en hiver, même lorsque l'abondance des ressources était plus élevée. Ces résultats mettent aussi en évidence, pour la première fois chez un carnivore terrestre arctique, que les modèles de déplacements de Lévy peuvent aider à expliquer les tactiques hivernales de recherche de nourriture.

Mots- clefs

Renard polaire, suivi satellite Argos, île Bylot, quête alimentaire, modèle de déplacement de Lévy, organisation spatiale, *Vulpes lagopus*.

Abstract

Ecological theory predicts that optimal foragers should tend to minimize energy expenditure (movements) while maximizing energy intake (food). Therefore, we can expect predators to adapt their space use patterns to the amount and distribution of available resources. In the arctic tundra ecosystem, high-amplitude variation in resource abundance occurs both spatially and temporally. However, little is known about space use patterns of arctic terrestrial predators, especially in winter when resources are scarce.

Our main objective was to investigate the influence of food resources on summer and winter space use patterns of an arctic terrestrial carnivore. To achieve this we outfitted 18 adult arctic foxes with Argos satellite transmitters and tracked them between July 2007 and Sept 2009. We report and quantify, for the first time through regular and long-term satellite tracking, seasonal changes in space use patterns in an arctic terrestrial carnivore. We tested three hypotheses: (1) summer home range size is influenced by summer food abundance, (2) extent of winter movements is influenced by both summer and winter food abundance, and (3) winter movements outside the summer home range follow Lévy walk patterns, which theoretically optimize foraging when resources are sparsely distributed.

Both summer home range size and the extent of movements outside the home range during the following winter were negatively correlated to summer food abundance. During years of low food abundance, individuals situated far from areas of high resource density in summer (snow goose colony) had larger home ranges and traveled farther away on the sea ice in winter. Extent of winter movements outside the home range was also negatively correlated to winter food levels within the home range. However, all individuals used, at least partly, sea ice in winter even when resource levels were higher. We also show that Lévy walk models can help explain foraging tactics of arctic foxes in winter.

Key-words

arctic fox, Argos satellite tracking, Bylot Island, foraging, Lévy walk, spatial organization, *Vulpes lagopus*.

3.1 Introduction

Ecological theory predicts that optimal foragers tend to minimize energy expenditure while maximizing energy intake (Powell 1979; Pyke 1984). Patterns of animal space use, which generate energy expenditure, have often been linked to factors such as resource distribution and availability, which in turn can limit energy intake (Zollner & Lima 1999; Maher & Lott 2000; Bartumeus *et al.* 2005; Young & Shivik 2006; Humphries *et al.* 2010). For instance the home range size of carnivores is strongly related to resource distribution and abundance, according to one of the predictions of the resource dispersion hypothesis (Macdonald 1983). Logically, more dispersed resources require larger area or home range, and thus more movements, to meet an animal's energy requirements (Johnson *et al.* 2002). A complementary model of spacing strategies as been proposed that suggests the existence of a gradient of behaviours between two extreme strategies of space use, called *flexible* and *obstinate* (von Schantz 1984b). Von Schantz (1984b) states that flexible strategists adapt their home range size to fluctuating resources, whereas obstinate strategists tend to keep it constant, and large, throughout out the resource fluctuation cycles.

In the Arctic, the winter is characterized by harsh weather, long polar nights and extremely low temperatures. However, one of the most important challenges for arctic animals might be finding food during a long period of food scarcity (Prestrud 1991). Arctic terrestrial predators should thus move more and farther to find sparse resources and meet their energy requirements in winter. The arctic fox (*Vulpes lagopus*, Linnaeus 1758) is one of the main terrestrial predators of the arctic tundra ecosystem, and it is active all year long (Audet *et al.* 2002). In summer, arctic foxes defend small territories centered on rearing dens where they forage for their own food and that of their offspring, hence behaving as central place foragers (Hersteinsson & MacDonald 1982; Angerbjörn *et al.* 1997). Winter movements of arctic terrestrial predators are poorly documented but we know that arctic foxes can be extremely mobile during that period (Frafjord & Prestrud 1992; Pamperin *et al.* 2008; Tarrowx *et al.* 2010a). However, these extreme movements may not be the rule: indeed, many individuals seem to remain relatively close to their summer home range in winter (Anthony 1997; Landa *et al.* 1998). Arctic foxes hoard food during periods of surplus

(Samelius & Lee 1998; Audet *et al.* 2002; Careau *et al.* 2007): if they can cache enough food, foraging trips outside their summer home range in winter should thus be limited.

Arctic foxes have been qualified as obstinate strategists in some areas such as Svalbard (Eide *et al.* 2004). However, this species is known to have litters of varying size at weaning, depending on resource levels (Angerbjörn *et al.* 1991). Moreover, although individuals seem to stay in the vicinity of their summer home range, some may leave it for extended periods of time before coming back the next summer (Frafjord & Prestrud 1992; Tarroux *et al.* 2010a). These two characteristics fit very well with the two corollaries of von Schantz' model and correspond in fact to the flexible strategy (von Schantz 1984b).

The two main goals of our study were first to describe the seasonal patterns in movements of arctic foxes relatively to their summer home range, paying particular attention to extra-home range displacements, and second to test hypotheses regarding the potential influence of resource availability on these patterns. We tested three specific hypotheses: (1) spatial and temporal variation in food abundance affects the size of the home range in summer, (2) both summer and winter food resources can influence winter movements, in particular foraging distance, and (3) winter movements of arctic foxes can be modeled by a Lévy-walk, which has been shown to be the optimal foraging tactic in environments with sparsely and randomly distributed resources.

Our research area situated in the Canadian High-Arctic offers a unique opportunity to test our hypotheses while taking advantage of a natural pseudo-experimental setup (*sensu* Kerr *et al.* 2007) where high-amplitude variation of different food sources occurs both at spatial and temporal scales. Spatial variation in resource abundance occurs due to the presence of a large but well delimited and dense greater snow goose colony. Temporal variation occurs through high-amplitude yearly fluctuations in lemming abundance. Both sources are heavily used by arctic foxes in this area (Bêty *et al.* 2002; Giroux 2007). In winter and spring, however, arctic foxes can rely heavily on other sources, such as seal carcasses and pups (Roth 2002). Use of marine food sources involves movements to and from the marine environment, thanks to the sea ice present in winter and spring. We thus predicted that spatial and temporal variations in levels of terrestrial food sources would influence the

foraging movements of arctic foxes and generate larger-scale movements outside the home range and on the sea ice when terrestrial food levels are low.

3.2 Material and methods

3.2.1 Study area

We worked in the southern plain of Bylot Island (73° N, 80° W), which is part of Sirmilik National Park, Nunavut, Canada (Fig. 3.1). The study area offers foraging and denning habitats for arctic foxes (Szor *et al.* 2008), while the rest of the island is mainly comprised of glaciers. There are two species of lemmings: brown (*Lemmus sibiricus*, Kerr 1792) and collared (*Dicrostonyx torquatus*, Pallas 1778) lemmings. Both follow a 3 to 4-year cycle in abundance (Gruyer *et al.* 2008). Bylot supports one of the largest colonies of greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*, Linnaeus 1758). More than 25,000 pairs can reproduce there, mostly concentrated in an area of *ca.* 45 km² (Fig. 1; Reed *et al.* 2002). Foxes eat lemmings and alternatively migratory birds, primarily snow geese (Giroux 2007; Careau *et al.* 2008). Local Inuit knowledge indicates that sea ice surrounds Bylot Island from late October to late July, although it starts melting in June, and that arctic foxes generally forage on the sea ice when it is present, searching for ringed seal (*Pusa hispida*, Schreber 1775) carcasses and pups (Gagnon & Berteaux 2009).

3.2.2 Capture and satellite tracking of animals

In May-August 2007 and 2008, we captured 18 adult foxes using padded foot traps (model Softcatch #1, Oneida Victor Ltd, USA). When captured animals were too aggressive to ensure safe handling (6 cases out of 18), we anaesthetized them using a mix of medetomidine (0.05 mL/kg) and ketamine (0.03 mL/kg). We outfitted all individuals with 95-g collars bearing Argos Platform Transmitter Terminals (PTT), model Kiwisat 202, Sirtrack Ltd, New Zealand. We used atipemazole (0.05 mL/kg) as an antidote to the anaesthetic before releasing individuals at their capture site. Every year between 1 June to 15 August, positions were recorded daily for one 4-hour period (4 hr on, 20 hr off); during 15 August to 31 May positions were recorded every second day for one 4-hour period (4 hr on, 44 hr off). The

daily tracking period was always from 13:00 to 17:00 Greenwich Mean Time. Repetition rate was set to 60 seconds and we recovered data through the Argos System (CLS 2008). We tracked foxes for 6 to 23 months (Appendix 3.1).

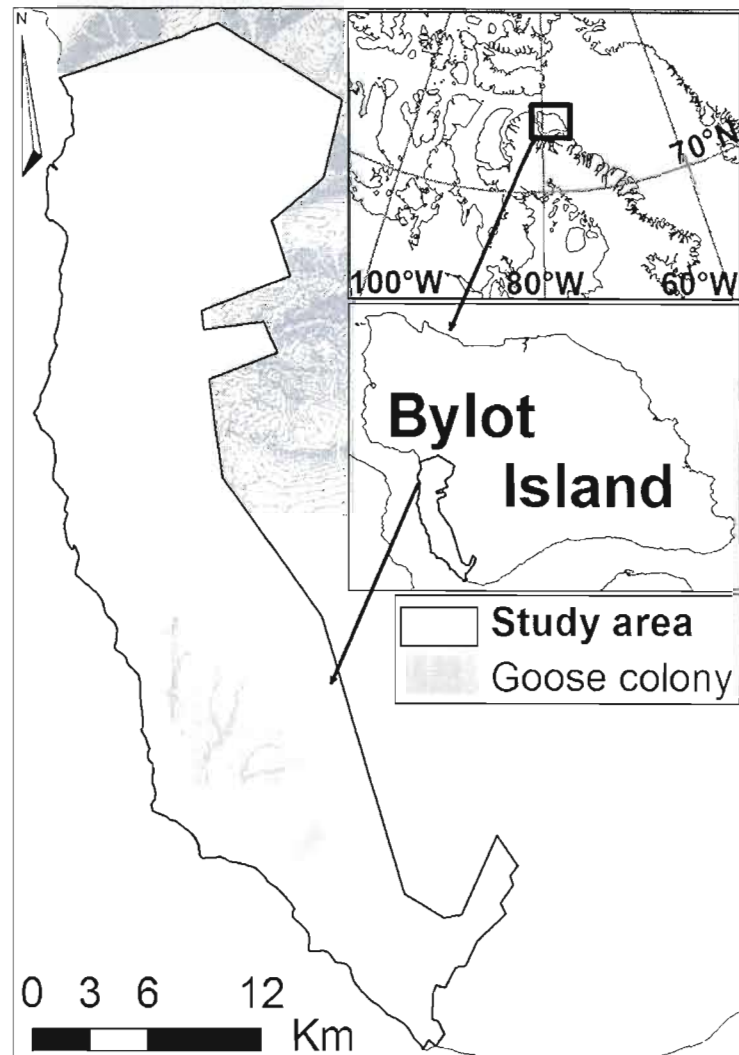


Figure 3.1 Map of our study area (73°N, 80°W) showing the extent of the greater snow goose nesting colony (in 2007) on Bylot Island, Nunavut, Canada. Extent of the colony in subsequent years can be found in appendix 3.3.

We defined 3 periods as follows: Spring (1 April to 31 May), Summer (1 June to 30 September), and Winter (25 October to 31 March). Winter corresponds to the period when territoriality is expected to be relaxed and foxes tend to move over larger areas while Spring theoretically corresponds to a period when breeding foxes come back inland and choose a den (Hersteinsson & MacDonald 1982; Audet *et al.* 2002). Summer corresponds to the cub rearing period and is characterized by a highly territorial behaviour of foxes. The period from 1 to 25 October was not considered in our analysis because migratory birds have left the area and sea ice formation is not always complete: both home range size and movement parameters calculations could be biased for this transitory period and proper biological interpretation was not possible with the available data. Sea ice is completely formed and accessible around Bylot allowing foxes to roam outside the island in both Winter and Spring, but not in Summer (Israel Mablick and Andrew Maher, Parks Canada Pond Inlet, pers. comm.). Therefore our study aimed at studying large-scale movements in Winter and Spring and home ranges in Summer, when foxes do not travel over large areas. In our study area, most foxes who survived the winter were back in the vicinity of their previous summer home range by early June, except one female (F7), who moved to another island between summer 2008 and summer 2009 (Appendix 3.1; Tarrowx *et al.* 2010a).

3.2.3 Filtering of location data

Location data provided by the Argos System are of varying quality and irregular sampling intervals. We followed three steps to filter these data before statistical analyses. First, we excluded from analyses positions with a location class (LC) 0, A, and B, corresponding to large (>1,500 m) or unquantifiable positioning errors. We thus kept only LC3, 2 and 1 positions, corresponding to typical errors of <150 m, <350 m, and <1,000 m, respectively (CLS 2008), which we considered as suitable levels of precision to analyze large-scale space use-patterns, i.e. at scales >1 km. We projected data in the Canada Albers Equal-Area Conic system. Second, we identified locations that were less than 10 min apart from each other and discarded the location with the highest associated error ellipse, as provided by Argos System. We determined this time threshold as a trade-off between limiting temporal autocorrelation and maximizing the quantity of locations used in analyses. Third, we removed any location involving travel speeds from the previous location $\geq 7.0 \text{ km.h}^{-1}$: we considered speeds over

this threshold as unrealistic, based on Global Positioning System locations from the same fox population (Arnaud Tarroux and D. Berteaux, unpublished data). For comparison, an average speed of 8.7 km.h^{-1} has been estimated for the much larger arctic wolf (*Canis lupus arctos*, Pocock 1935) traveling on open terrain, tundra or ice (Mech 1994). We implemented this 3-step filter using recursive routines in R 2.11.1 (R Development Core Team 2010). After manually removing LC 0, A, and B data, the total number of locations was 39,056 (including 43.8% LC 1, 33.8% LC 2, and 22.4% LC 3) before filtering and 18,913 after filtering (including 37.5% LC 1, 35.1% LC 2, and 27.4% LC 3).

3.2.4 Calculation of home range area and distance to home range

We calculated Minimum Convex Polygons (MCP; Berteaux 2001) to estimate the home range sizes of each tracked fox, using the R package *adehabitat* (Calenge 2006). Precision of Argos positioning is low relative to estimated home range sizes, even with our conservative data filtering. Therefore, MCP95 and MCP100 could overestimate home range size largely. We used the more conservative MCP90 as a proxy for home range size and the MCP50 as the core area used by arctic foxes but present other levels of MCPs for comparison (Table 3.1). Although foxes were tracked during a shorter time period (July to September) in 2007 compared to 2008 and 2009 (June to September), breeding arctic foxes are highly territorial during the whole summer, and this shorter tracking period should not affect our estimates of home range size.

We calculated a monthly index of residency reflecting the proportion of tracking days when a given individual was 1 km or less from its home range boundaries (Appendix 3.2): any individual staying permanently in or close to its home range would thus have a residency index of 100%. When individuals were tracked for >1 year, we always considered the distance to the previous summer home range during a given winter season, to take into account inter-annual changes in home range size or location. We mapped MCP90 for each individual and year using a geographic information system (GIS; ESRI ArcGIS 9.3) (Appendix 3.3). Finally, we used the MCP90 to calculate the straight-line distance, from each relocation along each individual's track, to the nearest edge of the previous summer home range (Distance to Home Range, DHR) (Appendix 3.4).

Fox ID	Distance to goose colony	Year	Number of points used	MCP home range size (km ²)					
				50%	70%	80%	90%	95%	100%
F1 ^a	Close	2007	223	5.7	10.2	13.7	18.7	25.0	56.1
F1	Close	2008	184	3.0	3.8	15.5	30.8	39.4	56.9
F2 ^b	Far	2007	160	3.0	5.4	8.3	13.9	16.9	29.9
F2	Far	2008	362	9.8	15.7	19.9	27.5	36.9	78.1
F3 ^c	Close	2007	158	6.2	10.9	15.1	21.9	33.0	85.1
F3	Close	2008	349	9.4	16.8	23.7	34.2	48.9	91.7
F4	Far	2008	221	15.9	28.1	32.7	44.3	63.4	103.5
F5 ^d	Close	2008	396	4.9	9.6	12.9	18.8	23.6	53.2
F6	Far	2008	429	16.2	21.3	28.1	38.8	48.1	110.6
F7	Close	2008	406	4.9	8.2	11.0	16.0	19.4	48.0
F8 ^e	Far	2008	235	18.7	27.4	34.3	44.8	59.4	95.5
F9	Close	2008	343	6.2	12.4	17.7	27.8	38.1	117.6
M1 ^a	Close	2007	189	9.6	15.8	23.5	35.0	47.4	95.8
M2 ^b	Far	2007	179	4.3	6.8	9.4	13.4	20.9	34.7
M2	Far	2008	301	10.4	17.5	23.2	33.4	42.5	87.4
M3 ^c	Close	2007	146	11.2	16.1	22.0	50.8	77.2	99.0
M4	Close	2008	525	11.2	17.5	22.8	30.6	38.3	65.8
M4	Close	2009	419	13.7	23.8	30.6	37.7	49.7	95.0
M5 ^d	Close	2008	422	7.8	13.2	16.8	22.9	29.6	68.7
M5	Close	2009	495	9.0	16.5	22.6	31.6	38.6	67.8
M6	Far	2008	421	7.8	13.6	19.1	26.4	35.3	115.2
M6	Far	2009	601	13.8	23.9	34.1	58.4	73.3	129.3
M7 ^e	Far	2008	324	10.8	17.8	21.8	29.6	36.6	60.0
M8	Far	2008	546	11.0	19.5	24.2	32.3	40.7	88.1
M8	Far	2009	528	19.9	31.5	42.3	57.1	73.0	107.8
M9	Far	2008	474	14.5	22.9	28.6	35.0	42.9	90.6

Table 3.1 Areas (km²) of Minimum Convex Polygons (MCP) calculated at several levels for each individual and year. Home range size of female F7 in summer 2009 was not included because she was out of the research area. All MCP90 that were not overlapping the snow goose colony during a given year (Appendix 3.3) were considered as far from it. Superscript letters identify individuals of a same breeding pair.

3.2.5 Effect of food abundance on summer home range and core areas

Number of individuals tracked varied between years and we tracked seven individuals over two consecutive summers. Therefore, we used linear mixed-effects models (LMMs) with individual identity (*Fox ID*) as a random factor in order to assess the fixed effects of food abundance and individual characteristics on summer home range size in 2007 (3 females and 3 males), 2008 (9 females and 7 males) and 2009 (4 males) (Table 3.1). We tested each set of models on both the MCP50 (home range core area) and MCP90 (total home range size). Frequency distribution of home range areas did not visually deviate from a normal distribution. In summer, arctic foxes prey mostly on lemmings and migratory birds, primarily nesting greater snow geese (Careau *et al.* 2008). Thus we used indices of food abundance that were linked to these two prey types. We selected models in R 2.11.1 using the packages *lme4* (Bates & Maechler 2010) and *qpcR* (Ritz & Spiess 2008). We used four explanatory variables as fixed factors :

- Sex (*Sex*: 2 levels)
- Summer body condition (*Condition*: continuous variable) of foxes was assessed at capture by dividing the mass (g) by the hind foot length (cm), following Prestrud and Pond (2003). We expected body condition of females to be affected by pup rearing and lactation, and thus centered the index on each group's (sex) average (i.e., we subtracted the group's average to each individual value)
- Distance to the goose colony (*Goose*; 2 levels: close/far): any fox territory for which the MCP90 did not overlap the colony was considered as far. The boundary of the colony was mapped every year during the incubation period (early July) by flying over the area at high altitude with a helicopter
- Index of lemming abundance (*Lemming*; continuous variable) was estimated as the number of lemmings (both species combined) caught per 100 trap nights. We used data from a concurrent study during which lemmings were snap-trapped at two sites situated *ca.* 30 km apart in the study area. Data from both sites were pooled to obtain a global index of lemming abundance. Trapping effort represented over 1000 trap nights per year in summer (June-July) (for details on methods see; Gruyer *et al.* 2008; Morrissette *et al.* 2010). Lemming index values were 0.83, 0.46, and 0.17 lemmings/100 trap nights

respectively for 2007, 2008, and 2009 (Gilles Gauthier, Laval University, unpublished data)

We constructed nine *a priori* models corresponding to plausible research hypotheses (*sensu*, Burnham & Anderson 2002), including one null model (intercept only). Sample sizes were too small to consider models with more than one interaction. We only tested the interaction between *Goose* and *Lemming*, because we expected that size of home ranges situated far from the colony would vary according to fluctuations in lemming abundance.

We used the maximum likelihood (ML) method during the selection process and the Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AIC_c) to determine which model was better supported by our data (Burnham & Anderson 2002). However, we estimated model parameters using the restricted maximum likelihood (REML) method, which generates more conservative estimates of variance components (p. 150-151; Pinheiro & Bates 2000). We calculated credibility intervals (95% C.I.) for all estimates using Markov Chain Monte Carlo methods (MCMC) resampling from the posterior distributions of the parameters of the top-ranking model (100,000 iterations). Finally, we estimated the proportion of variation explained by the best model by calculating an adjusted pseudo R² (ψR^2_{adj}) using the following formulas:

$$\psi R^2 = 1 - \Sigma(Y_{obs} - Y_{pred})^2 / \Sigma(Y_{obs} - \bar{Y}_{obs})^2 \quad (1),$$

and

$$\psi R^2_{adj} = 1 - (1 - \psi R^2) (n-1)/(n-k-1) \quad (2),$$

where Y_{obs} and Y_{pred} are observed and predicted values, \bar{Y}_{obs} is the average of the observed values, n is the sample size and k is the number of parameters in the model. We calculated these values for descriptive purposes only and did not use them for model ranking. All model selection tables are in appendices 5 and 6.

3.2.6 Effect of food abundance on winter foraging distance

We assumed that all winter trips made outside of the summer home range were foraging trips. We considered as a winter foraging trip all trips composed of >2 successive locations and at >1 km from the nearest border of the MCP90 home range of the previous summer. We did not consider trips that took place only inland, because they were usually very short trips in the vicinity of the summer home range.

We excluded 4 individuals from this analysis because they were not tracked in winter (F6 and M9) or because their exceptionally large-scale movements would have strongly biased the results (F7 and M6) (see Tarroux *et al.* 2010a). Indeed, integrating their movements to our analysis would have created strongly skewed frequency distributions for the response variable (i.e., distance to the summer home range). Moreover, the biological meaning of the extreme movements is likely to be different from that of more local movements. We obtained 195 winter foraging trips for 14 individuals. For each individual, we considered different trips as repeated measures and used LMMs with *Fox ID* as a random effect. We assessed the fixed effects of factors related to food abundance or individual characteristics on the mean distance to the previous summer home range during a given winter foraging trip (HR_{dist}). We used the same approach as when modeling the effect of food abundance on summer home range (previous section), with the following exceptions. First, we normalized the response variable (HR_{dist}) by using the square root of the inverse of the measured distances. Second, since we did not trap lemmings in winter, we used the phase of the lemming cycle as a two-level factor (*Lemming*; Decreasing or Increasing). This index was estimated based on whether the lemming abundance index (number/100 trap nights) increased or decreased from one summer to the next. Third, we used Season (*Season*; 2 levels: winter/spring) as a fix factor. Finally, we did not use body condition as explanatory variable since we did not measure this variable in winter.

3.2.7 Lévy walk pattern in winter movements

A Lévy walk movement is characterized by numerous short steps and rare but extremely long steps (Viswanathan 2010). Lévy walk modeling assumes calculation of step lengths at regular time intervals. The frequency distribution of these step lengths for a given individual can be fitted with a power law (Lévy) distribution of the form: $P(l) \sim l^{-\mu}$, where l is the step length and μ is the exponent parameterizing the power law, with $1 < \mu \leq 3$ when an animal follows a Lévy walk (Edwards 2008). An important property of μ is that it is dimensionless and does not depend on the measurement unit of the step lengths, making comparison possible among individuals or species moving at different spatial scales (Edwards *et al.* 2007). Because the duty cycle of our collars implied irregular sampling with a burst of relocations every 24 or 48h, we interpolated locations at regular 12h intervals based on the available Argos locations, specifically for the purpose of this analysis.

We excluded 2 individuals from this analysis because they were not tracked in winter (F6 and M9). All the other individuals were included. Thus, we used Winter and Spring movements of 16 individuals for this part of the analyses. Estimates of μ were calculated for each individual for Winter and Spring movements only (November to May), using the *log-binning with normalization* method (LBN) which minimizes errors when estimating μ (Sims *et al.* 2007). This method consists in calculating the frequency distribution of step lengths in bins of exponentially increasing width (i.e., [0;500), [500;1500), [1500;3500), *etc.*). The frequency value in each bin is transformed by dividing this value by the bin width and by the total frequency (i.e., total number of steps). Transformed frequencies are then plotted against corresponding bin widths, and both X- and Y-axes are \log_{10} -transformed. Finally, from this plot, a regression line with a slope of $-\mu$ is estimated (for details see Sims *et al.* 2007; Edwards 2008). We estimated the 95% confidence interval of the regression slope (95% C.I.) to obtain 95% C.I. of μ .

3.3 Results

Sample sizes (i.e., total number of foxes tracked simultaneously) differed between years and total tracking duration varied between individuals. Number of foxes tracked simultaneously varied from 3 (July 2007) to 15 (August 2008), and tracking duration per fox varied from 6 months (M9) to 23 months (F3) due to death or transmitter failure (Appendix 3.1). Sample sizes, however, were in general evenly distributed among sexes (Appendix 3.1).

3.3.1 Effect of food abundance on summer home ranges and core areas

Total home range size was highly variable between individuals but also, for a same fox, between years. When the index of lemming abundance decreased (i.e., from 2007 to 2008 and from 2008 to 2009), all foxes tracked for two consecutive years systematically increased their home range size (MCP90), by a minimum of 23% (M4) and a maximum of 149% (M2).

Spatial (geese) and temporal (lemming) variations in food abundance influenced both the total size and the core area of home ranges (Model selection results in appendix 3.5). The same model, including an effect of *Goose* and *Lemming*, plus an interaction between these two variables, was top-ranked for both home range and core areas (Appendix 3.5). Home range and core areas decreased with increasing lemming abundance but only for foxes located far from the goose colony (Table 3.2 and 3.3, Fig. 3.2). When included in a model, sex and body condition clearly lessened its fit to the data. However, due to small sample size and unbalanced sampling design, weak trends in the models should be interpreted cautiously. We can therefore not conclude that sex and body condition have no influence on the size of summer home ranges and core areas used by arctic foxes.

Random effect = <i>Fox ID</i> , $SD_{intercept} = 0.0$, $SD_{residuals} = 8.3$		
Fixed effects	Estimates	95% C.I.
<i>Intercept</i>	28.5	[16.5;40.8]
<i>Goose</i> (Far)	37.6	[19.7;55.6]
<i>Lemming</i>	0.9	[-20.3;22.0]
<i>Goose</i> (Far) * <i>Lemming</i>	-66.8	[-99.4;-32.6]

Table 3.2 REML parameter values estimated for the effect of fixed factors on summer home range area (MCP90), with 95% Credibility Interval, for the general linear mixed-effects model that received best support (Appendix 3.5). The fixed intercept represents the estimated average MCP90 for foxes whose home range is Close to the goose colony (*Goose*) for a value of the index of lemming abundance (*Lemming*) of 0 lemmings per 100 trap nights. $\psi R^2_{adj} = 0.46$.

Random effect = <i>Fox ID</i> , $SD_{intercept} = 2.9$, $SD_{residuals} = 1.6$		
Fixed effects	Estimates	95% C.I.
<i>Intercept</i>	8.8	[4.2;14.0]
<i>Goose</i> (Far)	13.6	[5.6;19.9]
<i>Lemming</i>	-1.8	[-10.8;6.1]
<i>Goose</i> (Far) * <i>Lemming</i>	-18.7	[-31.6;-5.0]

Table 3.3 REML parameter values estimated for the effect of fixed factors on summer core areas (MCP50), with 95% Credibility Interval, for the general linear mixed-effects model that received best support (Appendix 3.5). The fixed intercept represents the estimated average MCP50 for foxes whose home range is close to the goose colony (*Goose*) for a value of 0 for the index of lemming abundance (*Lemming*). $\psi R^2_{adj} = 0.39$.

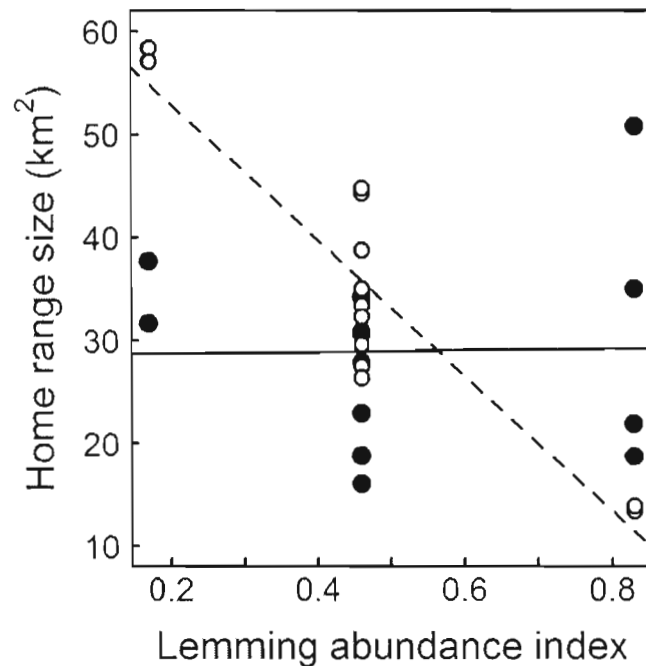


Figure 3.2 Relationship between lemming abundance index (ind/100 trap nights) and home range size (MCP90) of adult arctic foxes situated close (filled circles, continuous regression line: $R^2=0.005$; $F=0.005$; $df=1,11$; $p=0.9$) or far (open circles, dashed regression line: $R^2=0.83$; $F=52.1$; $df=1,11$; $p<0.0001$) on Bylot Island, Nunavut, Canada.

There was a potential for pseudo-replication in our data because we tracked five breeding pairs over a total of 18 individuals, including one pair which was tracked for two consecutive summers (F2 and M2; Appendix 3.1). It may have introduced bias in our data but our sample size was too small to test for the effect of the breeding pair in LMMs. However, the correlation between MCP90 of paired females and males was weak and statistically non-significant ($R^2=0.04$; $F=0.2$; $df=1,4$; $p=0.7$) although females generally had smaller home ranges than their males (Fig. 3.3).

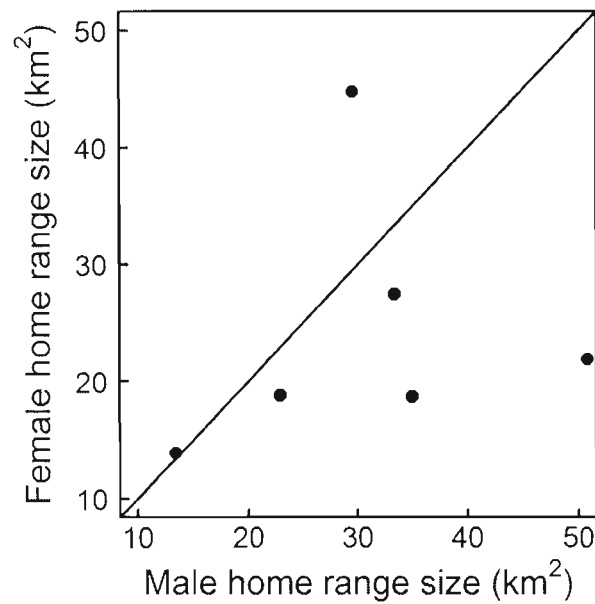


Figure 3.3 Relationship between home range size (MCP90) of paired female and male arctic foxes breeding on Bylot Island, Nunavut, Canada. Data are from five pairs, including one which was tracked for two years. Circles for individuals of a breeding pair having similar home range sizes should lie on the diagonal.

3.3.2 Temporal variation in ranging behaviour

Average monthly DHR (distance to previous home range) varied strongly between individuals, sexes, and seasons (Appendix 3.1; Fig. 3.4). On both years foxes roamed outside their summer ranges for the first time in November, almost as soon as sea ice was completely formed around Bylot. In winter 2007-2008, which was characterized by a relatively high density of lemmings, all foxes remained in the vicinity of their summer home range. Three individuals (one female/two males) never went farther than 14 km away from their summer home range, and stayed very close to it most of the time (Appendix 3.1). Nevertheless, even these resident individuals used the sea ice on several occasions in winter, through short trips outside their home range (e.g. F3, Fig. 3.5). Movements outside the summer home range were generally larger in 2008-2009. During this winter, males generally stayed closer to their summer home range than females (Fig. 3.4). Winter trips outside the home range did not systematically take place only on sea ice and for instance some foxes crossed the sea ice to

reach Baffin Island. Based on individual time series of DHR (see examples in Fig. 3.5 and complete description in Appendix 3.4), we could observe a gradient of movement behaviours, from resident (individuals staying within a few km of their home range in winter and doing only short trips outside), to nomadic (going farther away for trips lasting several weeks or months). This gradient was also reflected in the average residency index calculated for each individual and year (Appendix 3.2). Different behaviours could be observed in the same individual on different years (e.g., Individual M2, Fig. 3.5). All surviving individuals except one (female F7) returned to or near their previous home range on the following spring, indicating strong home range fidelity in both sexes.

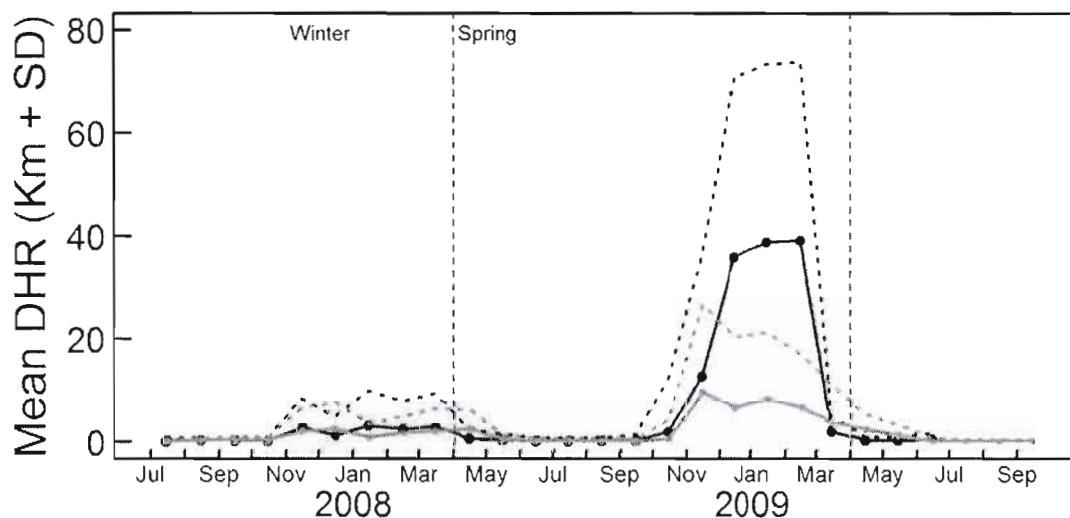


Figure 3.4 Monthly average distance to home range (DHR) from previous summer home range for female (black) and male (grey) arctic foxes on Bylot Island, Nunavut. Plain lines show the mean and dotted lines show mean +1SD. See appendix 3.1 and 4 for details about individual movements. Shaded areas represent the Winter and Spring periods, during which Bylot is surrounded by sea ice. Two outlier individuals with exceptionally extensive movements (M6 and F7), are not included here.

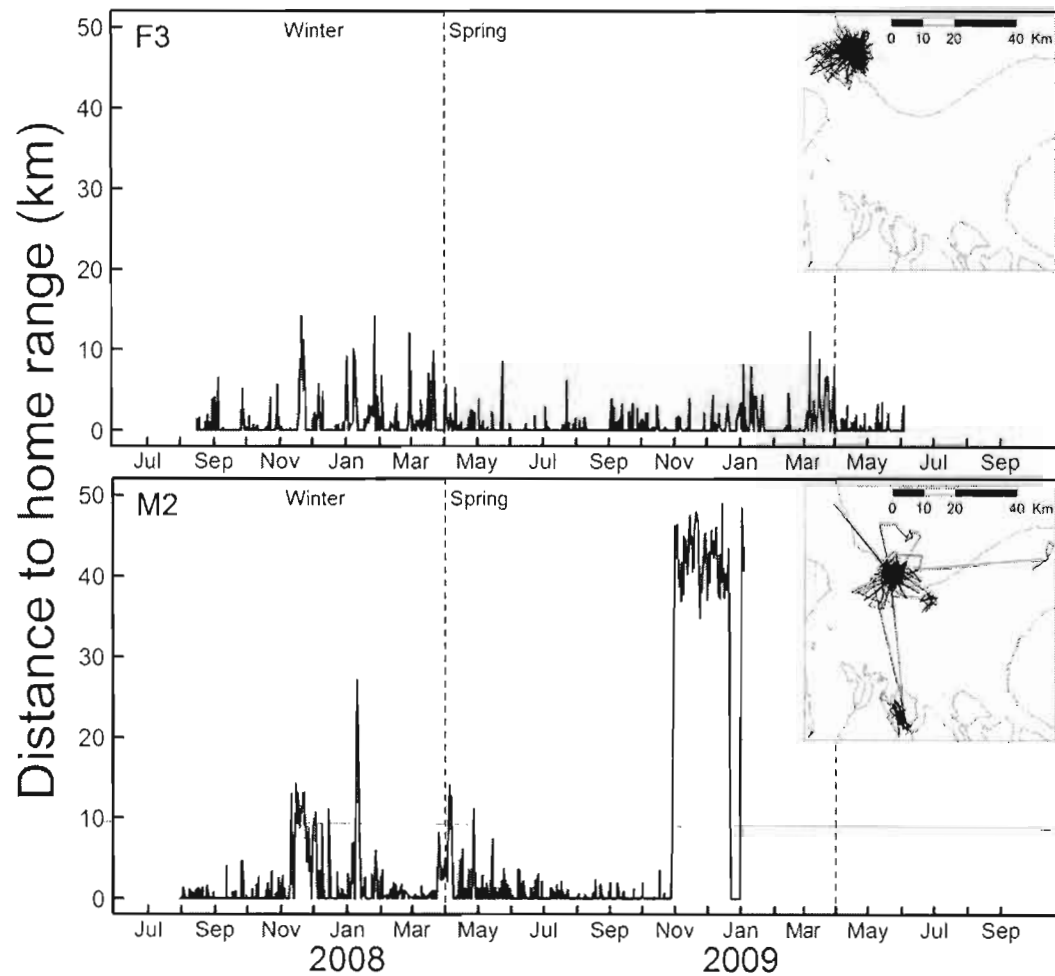


Figure 3.5 Examples of two individual time series of distance from relocations to summer home range (DHR), showing typical behaviour of (a) resident and (b) nomadic foxes on Bylot Island, Nunavut. Movements are mapped for descriptive purpose. Figure presenting the temporal variation in DHR for all individuals can be found in appendix 3.4.

3.3.3 Winter foraging movements

We determined the relative influence of sex vs. environmental factors (season, terrestrial resource abundance) on the average distance to the previous summer home range during a given trip. Food abundance within the summer home range influenced characteristics of foraging trips undertaken by arctic foxes in Winter and Spring (Table 3.4). During the phase of decreasing lemming abundance foxes whose summer home ranges were far from the goose colony tended to forage farther away in winter (Table 3.4; Fig. 3.6). We found a significant effect of the season on movement patterns, with movements occurring 3.8 km farther from the home range in Winter than in Spring.

The best model selected for HR_{dist} included an effect of *Sex*, but had a ΔAIC_c of 0.7 only with the second best model (Appendix 3.6), meaning they were equivalent in terms of support from the data. This weak effect of *Sex* was likely due to our small sample size, although we cannot properly test for that effect. Therefore, we considered that the LMM using *Season*, *Lemming* and *Goose* plus a *Lemming* x *Goose* interaction was the most parsimonious of these two models given our data.

We found strong evidence for the occurrence of Lévy walk patterns in Winter movements of arctic foxes, with all estimated μ values comprised between 1 and 3 (Table 3.5). It indicates that adult arctic foxes tend to adopt movement tactics in winter that optimize searching of sparsely distributed resources. However, confidence intervals were sometimes very large, and Lévy indices (μ) were significant for only four individuals. Three foxes had movements with $\mu \leq 1.5$, which has been suggested to be sub-optimal searching behaviour, with movements being closer to a straight line than to a typical Brownian motion pattern (Viswanathan *et al.* 1999; Bartumeus *et al.* 2005). There was no statistically significant difference between estimated μ values of males and females (Student's *t* test, $t=-0.48$, $p=0.6$, $d.f.=14$).

Random effect = Fox ID, $SD_{intercept} = 0.0032$, $SD_{residuals} = 0.0047$		
Fixed effects	Estimate (back-transformed estimate)	95% C.I.
Intercept	0.0110 (8.3)	[0.0087;0.0139]
Season (Spring)	0.0040 (-3.8)	[0.0024;0.0058]
Goose (Far)	0.0047 (-4.2)	[-0.0001;0.0084]
Lemming (Decreasing)	0.0037 (-3.6)	[0.0010;0.0065]
Goose (Far) * Lemming (Decreasing)	-0.0101 (11.1)	[-0.0140;-0.0053]

Table 3.4 REML parameter estimates for the effect of fixed factors on mean distance (normalized) (HR_{dist}) to the home range (with 95% Credibility Interval), for the linear mixed-effects model that received best support and was the most parsimonious (Appendix 3.6). The fixed intercept represents the estimated mean distance from the home range during a trip undertaken in Winter (*Season*), for foxes whose home range is Close to the goose colony (*Goose*) and during the Increasing phase of the lemming abundance cycle (*Lemming*). Estimates were back-transformed in original units (km) to ease interpretation. $\psi R^2_{adj} = 0.41$.

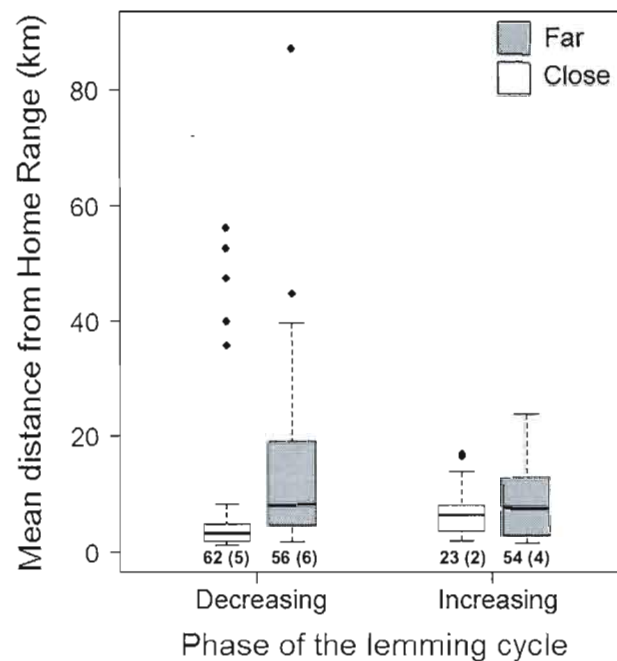


Figure 3.6 Average distances from the summer home range for each trip outside the home range in winter, depending on the phase of the lemming cycle in winter and distance to the goose colony (Far or Close, see methods for details). Bars show the medians, boxes the interquartile range (IQR) and whiskers extend to 1.5 x IQR of the distribution. Black dots are outliers in the distribution. Number of trips and number of individuals (between parentheses) are indicated under boxes.

Fox ID	Sex	N	μ	95% C.I.	
				low	high
F7	F	438	1.2	1.0	1.5
M8	M	438	1.2	0.4	2.1
F5*	F	265	1.5	1.1	1.9
M6*	M	438	1.6	1.1	2.2
M4	M	438	1.7	-0.8	4.3
F9*	F	240	1.7	1.3	2.0
M2	M	582	1.8	1.0	2.5
M7	M	418	1.8	0.9	2.7
F4	F	215	1.9	0.9	3.0
M5	M	438	1.9	-0.5	4.3
F1	F	436	2.0	0.8	3.2
F2	F	590	2.0	0.8	3.3
M3	M	252	2.0	0.6	3.4
M1	M	428	2.1	0.4	3.9
F3	F	880	2.2	0.9	3.5
F8*	F	240	2.2	1.4	3.0

Table 3.5 Estimated Lévy index values (μ , sorted by increasing values) for the 12-hour interpolated movements of 16 adult arctic foxes in Winter and Spring on Bylot Island, Nunavut, Canada. Lévy index was calculated following the log-binning normalization method of Sims *et al.* (2007). Lévy walks are characterized by μ values in the range of $1 < \mu \leq 3$. Asterisks identify individuals whose 95% confidence interval was in the range of values showing good evidence for Lévy walks patterns. N = Number of interpolated steps used. Interpolation procedure is described in Material and Methods. Results sorted by increasing μ .

3.4 Discussion

Understanding the patterns in animal movements and relating these patterns to environmental factors or individual characteristics is a central question in ecology (Fauchald & Tveraa 2006; Reynolds & Rhodes 2009; Humphries *et al.* 2010). Our study evaluated, for the first time, the impact of spatio-temporal variation in resource abundance on both the summer and winter movements of a wide-ranging terrestrial carnivore of the Arctic. (1) Spatial and temporal variation in food abundance could influence the home range size of arctic foxes in summer, with larger home range associated to lower resource abundance. (2) There was evidence for

strong seasonality and high inter-individual variation in ranging behaviour. (3) Resource availability in summer influenced not only summer home range size but also winter movements of arctic foxes. (4) Moreover, winter movements generally corresponded to Lévy walk patterns, which, according to theory, are adapted to foraging in unpredictable habitat with sparse resources (Atkinson *et al.* 2002; Bartumeus *et al.* 2005). It is also the first time, to our knowledge, that Lévy walks are described in an arctic terrestrial carnivore.

3.4.1 Effect of food abundance on summer home range and core areas

Resource availability is known to have an influence on the home range size of many carnivore species (Johnson *et al.* 2002), including arctic foxes (Hersteinsson & MacDonald 1982; Eide *et al.* 2004). Summer home ranges (MCP 90) of arctic foxes on Bylot varied 4.4-fold in size, but such variation is typical for this species (Anthony 1997; Landa *et al.* 1998; Eide *et al.* 2004). Temporal fluctuations in resource availability (lemming cycles), overlaid on spatial variation (distance from an area of high resource density such as a goose colony), affected the size of summer home range and core areas. As predicted, summer home ranges were larger at lower resource levels. This agrees with conclusions from other studies on canids and carnivores in general (Hersteinsson & Macdonald 1992; Spong 2002; Eide *et al.* 2004), and with some of the predictions of resource dispersion hypothesis (Macdonald 1983; Johnson *et al.* 2002). Moreover, foxes tended to change their home range size from one year to the next (Table 3.1), which thus corresponds to a flexible strategy, as defined in von Schantz' model of spatial organization (1984a, b). However, other studies concluded that arctic foxes on Svalbard, Norway (Eide *et al.* 2004) behave like obstinate strategists and maintain constant and large home ranges through time. Our results do not support the obstinate strategy hypothesis for arctic foxes on Bylot Island. It is tempting to consider a given population as homogenous unit. However, it is also possible that within a given population, different strategies could exist, depending on the local level of fluctuations in resources. On Bylot, geese constitute a stable, predictable food source because the density is high and the colony is at a similar location every year (Reed *et al.* 2002). Winter movements of foxes having a home range close to the colony show that they tend to occupy their home range throughout the year. Thus they should, according to von Schantz' model (1984b), follow the obstinate strategy, while foxes situated far from the colony, dependent on lemming

abundance cycles, should choose the other strategy. We did not have enough data to test this hypothesis but we suggest that further studies with increased sample size could compare reproductive outputs of breeding foxes to their home range size, depending on (i) their location relatively to the goose colony and (ii) lemming abundance fluctuations. In obstinate strategists, higher resource abundance increases the group size, not the home range size. We never observed more than two individuals per breeding den on Bylot Island.

We did not detect any correlation between the size of home ranges of the female and male of a same breeding pair, which confirms that the trends we observed were not due to pseudo replication. It was however surprising because such a correlation was found in red foxes by Iossa *et al.* (2008). In their study, females generally had smaller home ranges (territories) than males, suggesting that males are the main determinants of home range size in this species (Iossa *et al.* 2008).

At higher lemming abundance the spatial gradient in home ranges size (from a high resource density area outwards) tended to disappear: geese thus seemed to buffer the effects of the high-amplitude fluctuations in lemming abundance. The best model explained almost half of the variation observed in home range sizes, implying that food abundance might be one of the most important determinants of home range size. Core areas were also influenced by resource abundance, and in the same direction as the total home range. It suggests that not only home range size but also territoriality could change according to resource abundance, as predicted by the resource dispersion hypothesis (Johnson *et al.* 2002).

3.4.2 Temporal variation in ranging behaviour

The formation of sea ice around islands within the Canadian Arctic Archipelago allows for virtually unlimited movements, and terrestrial predators are therefore constrained only by their own movement capacity. Although they can defend relatively small and well-defined territories in summer, arctic foxes need to be very mobile in order to survive the long winter season, when food becomes scarce. Despite their small size (3.0 to 3.5 kg on average in our study area), foxes can travel extremely far and at speeds over 90.0 km per day, which theoretically allows an individual to reach any part of the archipelago within a few weeks or

months (Pamperin *et al.* 2008; Tarroux *et al.* 2010a). However, while having the possibility to move far away from their summer home range, adults generally remained within a few tens of km from it, and tended to return on the next year.

Several studies mention winter movements of adult arctic foxes (Sdobnikov 1940; Chitty 1950; Anthony 1997; Landa *et al.* 1998), but these movements are still poorly understood (Audet *et al.* 2002), likely because of the difficulty of studying this aspect of their ecology during the harsh arctic winter and also because it seems difficult to generalize results from one study and area to the next. It may explain why they sometimes find diverging conclusions, i.e. that arctic foxes tend to stay close to their summer home ranges in winter (Eberhardt *et al.* 1983; Anthony 1997; Landa *et al.* 1998), or on the contrary that they generally undertake large scale movements in winter (Wrigley & Hatch 1976), or finally that they can show very variable movement behaviour (Frafjord & Prestrud 1992). On Bylot, ranging behaviour of arctic foxes varied strongly between seasons and individuals, with largest movements occurring between November and March, i.e. when sea ice is present and inland resource levels are lower than in summer. Our results suggest that, within a small sub-
- population, arctic foxes are extremely flexible and can rapidly switch from one type of movement behaviour (e.g. resident spending the whole year within their summer home range) to another type (nomadic covering very large distance and leaving their summer home range for extended periods of times). In winter, short trips a few km away from the home range were also frequent, even for foxes with high residency indices. Such variation between and within individuals strongly suggested that both individual characteristics and spatio-temporal variation in environmental factors could influence winter movements of arctic foxes.

3.4.3 Winter foraging movements

It seems intuitive that higher terrestrial resource abundance in winter would lead to less extra-home range foraging movements during the same season, and the effect of winter lemming abundance on winter movements of arctic foxes is therefore not surprising. It is less obvious however, how summer food abundance could be related to winter foraging movements. Arctic foxes are known to hoard food during periods of overabundance (Audet *et al.* 2002). When situated in the vicinity of a large migratory bird colony, such as razorbills (*Alca torda*,

Linnaeus 1758) or snow geese, they can cache up to 1,570 eggs in a nesting season (Samelius & Alisauskas 2000). Eggs are cached in the ground but also, in large quantities, at den sites (Samelius & Alisauskas 2000), allowing easy recovery of food items throughout the winter. The contribution of cached resources in arctic fox' diet during periods of food depletion is likely very high for this species (Prestrud 1991). Foxes whose summer home ranges are far from a bird colony can naturally not cache large quantities of eggs. Moreover, other food sources, such as lemmings, are most of the time eaten upon capture, and more rarely cached (Samelius & Alisauskas 2000; Careau *et al.* 2007). Bylot Island is characterized by the presence of a dense greater snow goose colony and by inter-annual fluctuations in lemming abundance. Consequently, we propose that hoarding behaviour of goose eggs might be a mechanism explaining, at least partly, how summer resource availability could influence foraging movements outside of the home range in winter, through an access to a large goose colony.

We were able to explain only about half of the observed variation with variables linked to food abundance and season. One potential explanation is that either we missed other important variables, or that winter movements were not always linked to foraging activity. Detection of Lévy walk patterns in most individuals brought strong evidence that winter movements are indeed foraging movements, and that they are adapted to searching for randomly and sparsely distributed resources.

However, resources could be not only food but also mates. Although we did not find any clear effect of sex on winter movements, we observed a trend suggesting that males move less far than females, which is in line with results from only one other study (Frafjord & Prestrud 1992). Due to small sample sizes and death or collar failure of several females early in winter 2008-2009, we can only speculate on biological explanations that could lead to such differences. However, these hypotheses could be easily tested providing a larger sample size and complementary data on genetics. Although arctic foxes have long been considered as a monogamous species, a recent genetic study demonstrated the existence of polyandry and multi-paternity within our study population (Carmichael *et al.* 2007). Absence of strong genetic differentiation of populations at the scale of the entire Arctic can be explained by large scale movements, notably using sea ice as a bridge (Geffen *et al.* 2007).

Different movement rates between sexes, with females wandering farther away while males would remain closer to their home range, could very well lead to such a genetic pattern of gene flow at large scales as well as the occurrence of multi-paternity and complex breeding patterns. Linking satellite tracking to genetic analyses of both adults and their offspring could yield extremely interesting insights in these fundamental aspects of the ecology of arctic foxes.

Acknowledgments

We thank (alph. order): A. Bourbeau-Lemieux, M.-C. Cadieux, C. Cameron, A. Desjardins, D. Duchesne, G. Gauthier, F. Racine, and E. Tremblay for help with data collection. We thank G. Gauthier for providing us with lemming snap-trapping data. A. Caron and P. Fauchald gave valuable suggestions regarding movement analysis. Special thanks to N. Casajus who literally spent nights on developing a customized Argos data filter in R for us. We are indebted to the Parks Canada Agency and to the Mittimatalik Hunters and Trappers Organization for allowing us to work in Sirmilik National Park of Canada. This study was supported by: Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs, Environment Canada, Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies, Indian and Northern Affairs Canada, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Nunavut Wildlife Management Board, Parks Canada, Polar Continental Shelf Program, Université du Québec à Rimouski (UQAR), and Université Laval. A. Tarroux benefited from the Northern Training Program and Northern Research Internship from NSERC. Capture techniques and immobilization procedures were approved by the UQAR Animal Care Committee (permit # CPA32-08-62) and field research by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada (permit # SNP-2007-1070). This is PCSP contribution # -----

Chapitre IV

Sensitivity of stable isotope mixing models to variation in isotopic ratios: evaluating consequences of lipid extraction

Arnaud Tarroux, Dorothée Ehrich, Nicolas Lecomte, Timothy D. Jardine, Joël Bêty, and Dominique Berteaux

(Methods in Ecology and Evolution, 2010. volume 1, 231-241)

Contributions des auteurs (initiales)

Mise en place du protocole expérimental (AT, TJ, DE, NL)

Récolte des données (AT, DE, NL)

Analyse des données (AT, DE, NL)

Conception du script en langage R (DE)

Interprétation des résultats (AT, DE, NL, JB, DB, TJ)

Rédaction du manuscrit (AT)

Commentaires et correction du manuscrit (AT, DE, NL, DB, JB, TJ)

Financement (DB, DE, NL, AT, JB)

Résumé

L'analyse des isotopes stables du carbone et d'azote est de plus en plus utilisée dans les études de reconstitution du régime alimentaire des animaux avec des modèles de mélange. Cependant, les rapports isotopiques tissus des consommateurs et des sources peuvent être modifiés par la présence de lipides dans ces tissus, ce qui peut entraîner des biais dans les estimations de la composition du régime alimentaire. Nous avons étudié les conséquences de la correction lipidique sur l'estimation de la composition du régime alimentaire basée sur des modèles de mélange. En utilisant des données empiriques provenant de trois systèmes trophiques terrestres nordiques, nous avons illustré les effets directs de l'extraction des lipides sur le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des tissus des sources et des consommateurs, ainsi que ses effets ultimes sur la reconstruction du régime alimentaire du consommateur. En parallèle, nous avons développé un outil de simulation en langage R, appelé Fatsim, pour évaluer la sensibilité d'un modèle de mélange Bayésien aux variations des rapports isotopiques des échantillons de tissus des sources ou des consommateurs. Cet outil peut être utilisé pour évaluer l'effet des variations des rapports isotopiques causés par l'extraction des lipides, ou d'autres sources de variation, dans tout système trophique et ainsi aider à la prise de décision concernant l'élimination ou non des lipides. En utilisant Fatsim, nous avons montré que les effets potentiels de l'extraction des lipides sur les estimations de la composition du régime alimentaire ne peuvent pas être prédits aisément sans simulation, même dans des systèmes relativement simples. La sensibilité d'un modèle de mélange isotopique dépend de la complexité du système trophique (nombre de sources) et de la position relative des sources et des consommateurs dans l'espace isotopique. Notre étude confirme que la présence de lipides dans les tissus peut grandement biaiser l'interprétation des résultats de reconstitution du régime alimentaire. Dans un système trophique donné, tester la sensibilité d'un modèle de mélange à l'extraction des lipides peut aider à déterminer si l'élimination des lipides est nécessaire afin d'éviter ce biais.

Mots-clefs

Carbone et azote, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, Fatsim, analyse isotopique, IsoSource, correction des lipides, normalisation, SIAR, relations trophiques

Abstract

Stable isotopes of carbon and nitrogen are increasingly used in studies of animal diet reconstruction via mixing models. However, isotope ratios of both consumer and source tissues can be altered by various amounts of lipids, potentially leading to biased estimates of diet composition when they are not taken into account. We investigated the consequences of lipid correction on the estimation of diet composition with mixing models. Using empirical data from three northern terrestrial trophic systems, we illustrated the direct effects of lipid extraction on the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of source and consumer tissues and its ultimate effects on the reconstruction of the consumer's diet. In parallel, we developed a simulation tool in R, called Fatsim, to assess sensitivity of mixing models to variation in isotopic ratios of samples from source or consumer tissues. This tool can be used to assess the effect of shifts in isotopic ratios caused by lipid extraction, or other sources of variation, in any trophic system and thus aid in decision making regarding lipid removal. Using Fatsim, we showed that the potential effects of lipid extraction on estimates of diet composition cannot be predicted without simulations, even in relatively simple systems. The sensitivity of a mixing model isotopic shift depends on the complexity of the system (number of sources) and on the relative positions of sources and consumers within the isotopic mixing space. Our study confirms that the presence of lipids in tissues can bias the interpretation of diet reconstruction results. In a given trophic system, testing the sensitivity of a mixing model to lipid extraction can help decide whether lipid removal is required in order to avoid this bias.

Key-words

Carbon and nitrogen, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, Fatsim, isotopic analysis, IsoSource, lipid correction, normalization, SIAR, trophic relationships

4.1 Introduction

During the past decades, the use of stable isotope analysis in ecology has increased exponentially (Kelly 2000; Wolf *et al.* 2009). In particular, stable isotope ratios of carbon ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) and nitrogen ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) have been used to tackle various questions related to trophic ecology, covering a wide array of scales, from the diet of individual organisms (Angerbjörn *et al.* 1994) or populations (Inger *et al.* 2006) to community-wide trophic interactions (Forero *et al.* 2004). Stable isotope analysis (hereafter SIA) of carbon and nitrogen is based on the principle that variations in isotope ratios in the tissues of consumers reflect variations in the ratios of their food sources in a predictable manner (DeNiro & Epstein 1978, 1981). It has been proposed that isotope ratios can, for instance, be used to estimate trophic level (Post 2002b) or trophic niche width (Bearhop *et al.* 2004) of consumers. However, the large potential application of SIA to studies in ecology is restricted by biases and pitfalls that include different techniques of sample preservation or treatment (Kelly *et al.* 2006; Sørensen *et al.* 2006; Mateo *et al.* 2008), gaps in our knowledge of the mechanisms and metabolic pathways underlying tissue synthesis and turnover (Wolf *et al.* 2009), and a more general lack of experimental data such as species- and tissue-specific values of discrimination factors (Gannes *et al.* 1997; Martínez del Río *et al.* 2009). As any tool, SIA require some fine-tuning in order to take advantage of its full potential for testing ecological hypotheses.

Recently, several SIA-based studies addressed the issue of the effects of lipids on isotope ratios of tissues (Bodin *et al.* 2007; Post *et al.* 2007; Logan *et al.* 2008; Mintenbeck *et al.* 2008) and some suggested that it could also influence interpretation of reconstructed diets, for example, by altering the estimates of diet of consumers feeding on lipid-rich *versus* lipid-poor sources (Ricca *et al.* 2007). Due to particular biochemical pathways during their synthesis, lipids are relatively depleted in the heavier stable isotope of carbon (^{13}C) compared to other proteinaceous tissues (DeNiro & Epstein 1977). Consequently, it has also been suggested that lipids should be removed from bulk tissue samples prior to any attempt of diet reconstruction based on SIA (Ricca *et al.* 2007); doing so could prevent estimation bias of the contribution of different sources to the consumer's diet (Logan *et al.* 2008). This suggestion is based on the assumption that lipids and proteins from sources are routed differently

(Martínez del Río *et al.* 2009), for example, that carbon in proteinaceous tissues of consumers is not derived from lipids but solely from dietary proteins. In fact, the extent of such routing seems to depend on several factors, including the specific metabolism of the consumer species (Voigt *et al.* 2008) and also their diet's protein content (Podlesak & McWilliams 2006). It is therefore difficult to anticipate the degree of routing for any given species or individual, but a cautious approach is to consider lipid removal or correction only when lipid routing constitutes a realistic assumption.

In trophic or dietary studies where lipids are removed, extraction is usually applied to both consumers and sources (Hobson & Clark 1992). However, lipid extraction can also cause an alteration of the nitrogen isotope ratio (Murry *et al.* 2006; Sweeting *et al.* 2006), likely due to leaching of nitrogenous compounds (Mintenbeck *et al.* 2008), although theoretically it should not happen when lipid removal is conducted properly. As a conservative approach, samples can be duplicated to perform SIA both with and without lipid extraction, enabling use of carbon isotope ratios from lipid-free tissue samples and nitrogen isotope ratios from bulk tissue samples (Forero *et al.* 2004); such an approach is time-consuming and expensive. In addition, there is currently no consensus regarding the need to extract lipids prior to SIA (Post *et al.* 2007; Bennett & Hobson 2009). In fact, the amplitude of the shifts in isotope ratios after lipid extraction likely depends on both the species and tissue considered (Bodin *et al.* 2007). It was thus concluded that the choice to remove lipids was case-specific and should be based on factors such as biological questions of interest, C:N ratios of tissues, and degree of overlap among tissue isotope ratios (Post *et al.* 2007; Logan *et al.* 2008).

Other approaches, such as mathematical correction (also known as normalization), can be used to correct isotope ratios depending on the amount of lipids in a tissue, which can be estimated from its C:N ratio (McConnaughey & McRoy 1979; Kiljunen *et al.* 2006). Like chemical extraction, normalization can be tissue- and species-specific and might not give appropriate results in all situations (Logan *et al.* 2008; Mateo *et al.* 2008; Oppel *et al.* 2010). In addition, the range of normalization's application is still limited as it was tested primarily on marine species, with models showing a poorer performance in terrestrial animals (Post *et*

al. 2007). It therefore seems crucial to find alternative ways to deal with the presence of lipids in SIA samples.

Although several studies have quantified the direct effects of lipid extraction on tissue isotope ratios (Schlechtriem *et al.* 2003; Sotiropoulos *et al.* 2004; Ingram *et al.* 2007; Kojadinovic *et al.* 2008), the question of its ultimate effects on the interpretation of diet composition has not been addressed directly, except by Kiljunen, Grey, Sinisalo *et al.* (2006). Indeed, some isotopic shifts, although statistically significant, might be of little importance for a specific ecological question if the effect on the estimated variable is negligible (Ricca *et al.* 2007). In diet reconstruction studies, the variable of interest is the relative proportion of different sources in a consumer's diet. It is therefore critical to investigate the potential influence of lipid extraction on this variable. Analyzing sensitivity of estimates of diet composition to the potential effects of lipid extraction could provide guidelines towards the decision to remove lipids, or correct for their presence. Such a framework could then translate into better interpretation of interactions between different elements of a given trophic system.

The main objective of our study was to explore potential effects of lipid extraction on estimates of diet composition. To achieve this objective we used a three-tiered approach using both empirical data and simulations. *First*, we examined isotope ratios of sources (prey) and consumers (predators) with varying lipid contents, using data from three case studies based on northern terrestrial food webs located in Canada, Russia and Norway. We sampled tissues of consumers and their potential prey in each food web and analyzed each sample before and after lipid extraction to obtain isotope ratios of carbon and nitrogen on bulk and lipid-extracted tissues. The consumers we chose are the main predator species from each of the case studies (the arctic fox, *Vulpes lagopus*, Linnaeus 1758 or the least weasel, *Mustela nivalis*, Linnaeus 1766). *Second*, we used isotope mixing models to reconstruct two diets for each of these consumer species: one based on isotopic ratios of bulk tissues and one based on isotopic ratios of lipid-extracted tissues. *Third*, we tested the sensitivity of mixing models to various shifts in carbon and nitrogen isotope ratios of the sources or consumer samples. To this end we developed a tool to simulate, before any extraction of lipids, the potential effects

of lipid removal on estimates of diet composition in a given trophic system. We illustrated our approach by applying this simulation function to data from one case study.

4.2 Material and methods

4.2.1 Case studies

We define a trophic system as a system composed of consumer species (predators) and their potential food sources (prey). We summarize below the main components of the three trophic systems that were used to exemplify our approach. Sample sizes are summarized in table 4.1. To facilitate interpretation of the case studies, we used data from one individual predator per trophic system and further discuss the potential implications of this choice. However, our approach could also be implemented using the average isotopic ratios of a group of individuals. Details on the methods used to collect, prepare, and analyze samples, including lipid extraction (hereafter LE), are presented in appendix 4.1.

Case study #1 (Canada) – The first trophic system consisted of one consumer (an arctic fox) and five sources (ringed seal [*Pusa hispida*, Schreber 1775], greater snow goose [*Chen caerulescens atlanticus*, Linnaeus 1758], greater snow goose eggs, collared lemming [*Dicrostonyx torquatus*, Pallas 1778], and brown lemming [*Lemmus sibiricus*, Kerr 1792]).

Case study #2 (Russia) – The second trophic system consisted of one consumer (an arctic fox) and five sources (reindeer [*Rangifer tarandus*, Linnaeus 1758], Charadriiform eggs, willow ptarmigan [*Lagopus lagopus*, Linnaeus 1758] eggs, variable hare [*Lepus timidus*, Linnaeus 1758], and root vole [*Microtus oeconomus*, Pallas 1776]). The Charadriiform eggs, considered as a single source, included four species: Temminck's stint (*Calidris temminckii*, Leisler 1812), ringed plover (*Charadrius hiaticula*, Linnaeus 1758), parasitic jaeger (*Stercorarius parasiticus*, Linnaeus 1758), and snipe (*Gallinago* sp.).

Case study #3 (Norway) – The third trophic system consisted of one consumer (a least weasel) and three sources (Norwegian lemming [*Lemmus lemmus*, Linnaeus 1758], grey-sided vole [*Myodes rufocanus*, Sundevall 1846], and root vole).

Case study (trophic system)	Species	Tissue	N	Mean isotopic ratios of bulk tissue (‰±SD)		Mean C:N ratio (±SD)		Shift in $\delta^{13}\text{C}$ (‰)		Shift in $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
				$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Bulk tissue	Lipid extracted	Mean (±SD)	Range	Mean (±SD)	Range
#1 (Canada)	Arctic fox	blood	1	-22.6	9.3	3.5	3.4	-0.1	NA	0.1	NA
	Ringed seal	muscle	7	-19.1 ±0.7	17.2 ±1.5	3.6 ±0.4	3.3 ±0.1	0.5 ±0.8	[-0.2;2.0]	0.1 ±0.3	[-0.5;0.4]
	Snow goose	muscle	19	-22.4 ±4.0	7.1 ±1.3	3.5 ±0.1	3.2 ±0.1	-0.1 ±0.4	[-0.9;0.6]	0.1 ±0.2	[-0.5;0.4]
	Snow goose	egg	6	-27.2 ±1.2	6.3 ±0.4	7.6 ±1.8	3.6 ±0.1	2 ±1.1	[0.7;3.1]	0.4 ±0.2	[0.1;0.7]
	Collared lemming	muscle	5	-26.0 ±0.5	0.7 ±1.0	3.4 ±0.2	3.2 ±0.1	0.3 ±0.7	[-0.9;0.9]	0.1 ±0.1	[0.0;2]
	Brown lemming	muscle	30	-26.3 ±0.4	4.0 ±1.4	3.4 ±0.2	3.3 ±0.2	0 ±0.6	[-1.1;0.8]	0 ±0.3	[-0.9;0.6]
#2 (Russia)	Arctic fox	muscle	1	-25.7	8.7	3.3	3	0.1	NA	0.1	NA
	Reindeer	muscle	4	-23.8 ±0.5	3.4 ±0.1	3.4 ±0.1	3.0 ±0	0.3 ±0.1	[0.1;0.4]	0.1 ±0.2	[-0.1;0.3]
	Charadriiform	egg	4	-26.8 ±0.5	5.7 ±0.6	7.9 ±2.9	3.6 ±0.1	2.5 ±0.9	[1.3;3.5]	0.6 ±0.2	[-0.3;0.8]
	Willow ptarmigan	egg	2	-28.4 ±1.8	2.9 ±1.1	7.5 ±3.9	3.5 ±0	3.5 ±0.9	[2.8;4.1]	0.2 ±0.8	[0.4;0.9]
	Hare	muscle	4	-26.0 ±0.2	3.8 ±1.3	3.4 ±0.1	3.0 ±0.1	-0.2 ±0.4	[-0.6;0.2]	0.2 ±0.3	[-0.2;0.5]
	Root vole	muscle	3	-27.2 ±0.3	4.7 ±0.3	3.4 ±0.3	3.1 ±0.1	0.2 ±0.1	[0.1;0.2]	0 ±0.1	[-0.1;0.1]
#3 (Norway)	Least weasel	muscle	1	-27.9	6.4	6.2	3.4	2.7	NA	-0.2	NA
	Norwegian lemming	muscle	5	-29.0 ±1.3	1.4 ±1.0	4.3 ±0.6	4.1 ±0.7	-0.1 ±0.5	[-0.8;0.4]	0.1 ±0.2	[-0.1;0.3]
	Grey-sided vole	muscle	4	-27.2 ±1.1	0.3 ±1.7	4.2 ±0.8	3.4 ±0.1	0.8 ±0.9	[-0.1;1.8]	0 ±0.2	[-0.2;0.1]
	Root vole	muscle	6	-28.4 ±0.9	2.9 ±1.2	4.3 ±0.7	3.4 ±0.2	0.9 ±0.7	[0.1;6]	-0.1 ±0.1	[-0.3;0]

Table 4.1 Mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (‰ ± SD) estimates from bulk tissue, mean shifts in C:N ratios, and mean shifts in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (‰ ± SD) following lipid extraction in samples of consumers (underlined) and their food sources from three trophic systems.

4.2.2 Mixing models and diet reconstruction

Two Bayesian mixing models have been recently proposed that allow estimation of the proportions of each source in an isotopic mixture: MixSIR (Moore & Semmens 2008) and the R package SIAR (Stable Isotope Analysis in R; Parnell *et al.* 2008; Parnell *et al.* 2010). When working with n isotopes in systems containing more than $n+1$ sources, Bayesian models offer several advantages over non-Bayesian approaches, such as IsoSource (Phillips & Gregg 2003), namely the possibility to (a) interpret the resulting posterior distributions as probability densities, (b) incorporate specific error terms for the discrimination factors and, (c) in SIAR (but not MixSIR) take into account carbon and nitrogen concentration in samples (but see Phillips & Koch 2002).

The posterior probability distribution resulting from Bayesian estimation allows calculation of credible intervals around measures of central tendency such as mean, median, or mode. When no prior information is used, these credible intervals are considered to be similar to the confidence intervals used in frequentist statistics (McCarthy 2007). Here we used SIAR, due to the advantages mentioned earlier, and also because it is based on the open-source statistical application R in which new functions are easy to implement. Because IsoSource is still commonly used (Zeug & Winemiller 2008; Anderson *et al.* 2009; but see Dennard *et al.* 2009), we also performed our analyses with this mixing model to allow comparisons. All values used as mixing models parameters are detailed in appendix 4.1.

4.2.3 Simulating the effects of lipid extraction on diet estimates

We developed a simulation tool, called Fatsim, to explore the effects of variation in isotopic ratios from source or consumer tissues on estimates of diet reconstruction (R-script and reference manual available at www.arctic-predators.uit.no/ISOTOPESWORKSHOP.html). Fatsim is a function in R (R Development Core Team 2010) that uses the SIAR package to generate successive estimates of diet composition by incrementally varying the $\delta^{13}\text{C}$ of sources or consumers. It is also possible to apply a constant (i.e., not incremental) shift in $\delta^{15}\text{N}$ to sources or consumers. The main output generated by Fatsim is a summary table presenting, for each combination of shifts in isotope ratios, the maximum difference in mean

proportion in the diet, for any source, between the unmodified (bulk) and the modified (e.g., lipid extracted) system (95% credibility intervals around the mean proportions for all sources are also provided). Every line in the output table corresponds to a particular combination of shifts in isotope ratios (e.g., in a three-source system one of the multiple combinations could be: +1.0‰ $\delta^{13}\text{C}$ for source #1, +3.5‰ $\delta^{13}\text{C}$ for source #2, +0.5‰ $\delta^{13}\text{C}$ for source #3, and +2.0‰ $\delta^{13}\text{C}$ for the consumer). This table can be read and manipulated as a spreadsheet in order to help quickly identifying the combinations that create important variations in diet outputs. Finally, more detailed examination of the output distributions can be achieved by using plots of the results (i.e., the SIAR proportions of sources in diet) generated by Fatsim for any combination in the output table.

Although any combination of shifts in isotope ratios can be implemented in Fatsim, users should test configurations of shifts that are realistic in their study system. For instance, it would be inappropriate to apply a shift in $\delta^{13}\text{C}$ to purely keratinous tissues that are mainly comprised of proteins; the shift for such a tissue in Fatsim should be set to zero. For most animal tissues (e.g., egg, blood, muscle, bone collagen) C:N ratios of bulk tissues can be derived from published results (Kelly 2000; Logan *et al.* 2008). However this information is normally provided, along with $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, by laboratories performing SIA and the actual C:N ratios should always be checked before using mixing models. Without necessarily giving precise estimates of shifts in isotope ratios, C:N ratios can be used in normalization equations to assess the amplitude of the shifts in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (Post *et al.* 2007; Logan *et al.* 2008). Indeed, knowing the range of the potential isotopic shifts induced by LE is enough information to use Fatsim simulations and consequently make appropriate decisions regarding the need to extract lipids from samples.

In this paper we illustrate results obtained from Fatsim using case study #3 (Norway) because this system is simple (i.e., three sources and one consumer) and demonstrative (i.e., effects of LE are apparent on both sources and consumer isotope ratios, due to high lipid content). To obtain realistic values of maximum shifts in isotope ratios we used the results from SIA on bulk *versus* lipid-extracted samples (Table 4.1). We then used these values in Fatsim to simulate changes in isotope ratios of the sources or consumer whose isotope ratios were most influenced by LE, i.e., least weasel (up to +3.0‰ $\delta^{13}\text{C}$) and the two vole species

(up to +2.0‰ $\delta^{13}\text{C}$). Given that all shifts in $\delta^{15}\text{N}$ were smaller than our overall measurement precision ($\pm 0.2\text{‰}$; Appendix 4.1) for case study # 3, it was not necessary to include shifts of $\delta^{15}\text{N}$ in this simulation.

4.3 Results

4.3.1 Effect of lipid extraction on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$

The mean effect of lipid extraction (LE) on carbon isotope ratios for the samples of the three case studies (Table 4.1) shows that when C:N < 4, LE had a limited influence (mean shift $\leq 0.5\text{‰}$ $\delta^{13}\text{C}$). There was a significant correlation between shift in $\delta^{13}\text{C}$ and C:N ratio of bulk tissue (all species and tissues combined: Pearson's $r = 0.83$, $p < 0.001$, $df = 100$). Higher lipid content in bulk tissue (C:N > 4) led to larger shifts (+0.8 to +3.5‰ $\delta^{13}\text{C}$ on average), except for Norwegian lemming (-0.1‰). Despite a significant correlation between shift in $\delta^{15}\text{N}$ and C:N ratio of bulk tissue (all species and tissues combined: Pearson's $r = 0.45$, $p < 0.001$, $df = 100$), the effect on nitrogen isotope ratios was generally within our overall measurement error ($\pm 0.2\text{‰}$) except for eggs (average shift $\leq +0.6\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N}$).

LE affected the configuration of the two-dimensional ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) trophic systems (Fig. 4.1), thereby transforming the geometry of the mixing space (*sensu* Phillips & Gregg 2003). For case study #1 (Canada), the mixing polygon changed little following LE while its shape and size changed clearly for case studies #2 (Russia) and #3 (Norway). The #3 system was the only one in which LE modified the $\delta^{13}\text{C}$ of the consumer (least weasel; +2.7‰ $\delta^{13}\text{C}$ after LE; Table 4.1). It is noteworthy that in this case the consumer was not included within the mixing polygon before lipid extraction (Fig. 4.1c). However, it was still possible to estimate a diet in this case, due to the large standard deviations of prey isotopic ratios.

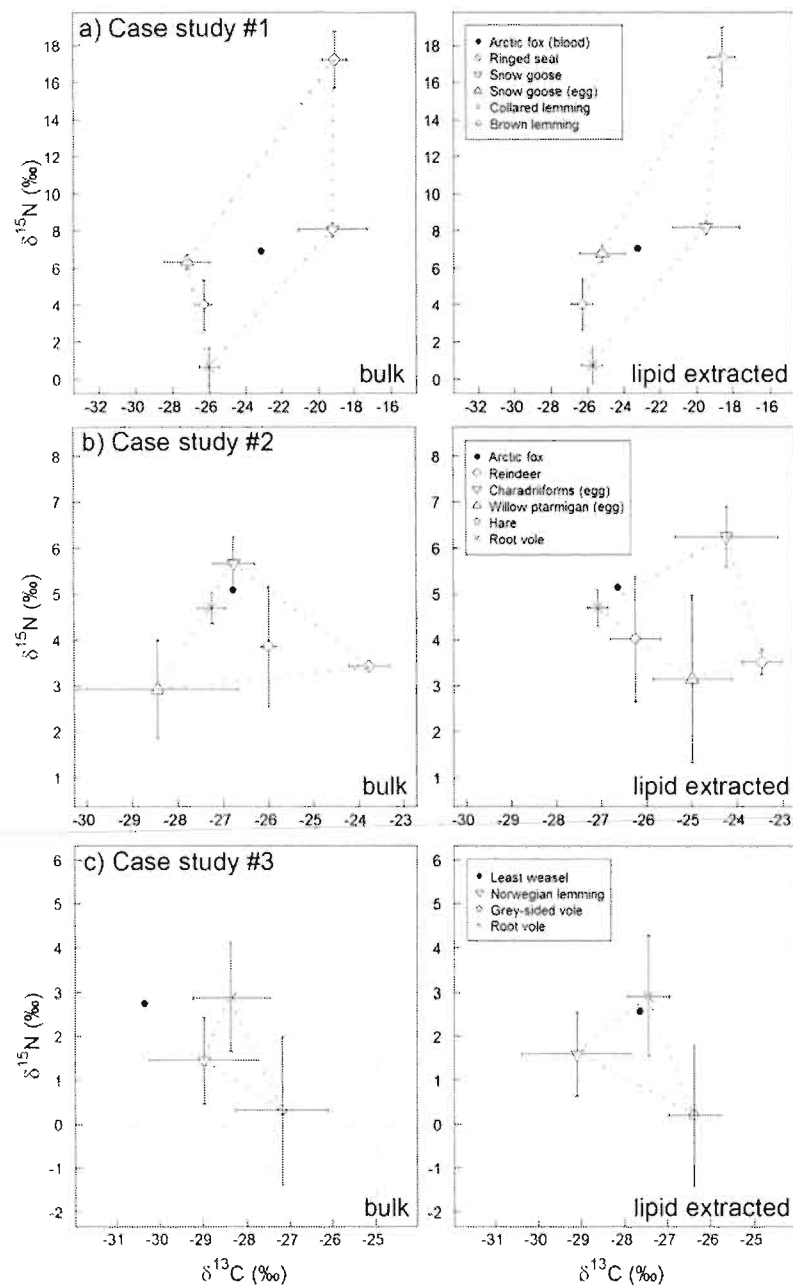


Figure 4.1 Scatterplots of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (\pm SD) values for consumers (closed symbols) and prey (open symbols) for bulk tissues (left column) and lipid-extracted tissues (right column) in three trophic systems. To facilitate interpretation, dotted lines show the convex hull around potential sources, that we defined as mixing polygons (descriptive purpose only). Animal tissue used for SIA is muscle, unless otherwise specified in the legend. Consumers are represented as single individuals and discrimination factors were subtracted from their isotopic ratios (see Methods for details).

LE did not systematically reduce the variability of isotope ratios in any species/tissue (Fig. 4.1): after LE, standard deviations remained, on average, similar for $\delta^{13}\text{C}$ (mean difference in SD = -0.1‰) and for $\delta^{15}\text{N}$ (mean difference in SD = +0.1‰), but changed more for some species/tissues (Table 4.1). For instance standard deviation of $\delta^{13}\text{C}$ decreased for willow ptarmigan eggs (-0.9‰ $\delta^{13}\text{C}$) but increased for Charadriiform eggs (+0.7‰ $\delta^{13}\text{C}$). However, our sample sizes were too small to address this question statistically.

4.3.2 Effect of lipid extraction on estimates of diet composition

Arctic fox tissues (blood and muscle) were lean, whereas the least weasel tissue (muscle) had higher C:N ratio and thus lipid content (Table 4.1); this represented two contrasting situations regarding the effect of lipid removal, i.e., when only source, or both consumer and source isotope ratios shifted following LE. LE affected estimates of relative contribution of certain sources to the consumer diet in case studies #2 (arctic fox) and #3 (least weasel), but to a lesser extent in case study #1 (arctic fox; Fig. 4.2). Thereafter, we present all values of source proportions in the diet as the mean of SIAR posterior distributions calculated for each of the three illustrative trophic systems. Although results are presented in terms of mean, we strongly recommend close examination of the complete output distributions, including 95% credibility intervals (A. Parnell, pers. comm.). For comparison purposes we provide results from the IsoSource mixing models in appendix 4.2.

Case study #1 – The largest effect of LE in this system was on the proportion of snow goose eggs (increased from 15 to 20%) and muscle (decreased from 25 to 20%) in the arctic fox diet (Fig. 4.2a). However, it did not represent a major change in overall diet. Contribution of other sources remained similar (within $\pm 2\%$) following LE. The shift in $\delta^{13}\text{C}$ of only one source (snow goose eggs) did not influence the contribution of all other sources evenly, but instead exclusively affected the contribution of the main source in the diet before lipid extraction (snow goose muscle).

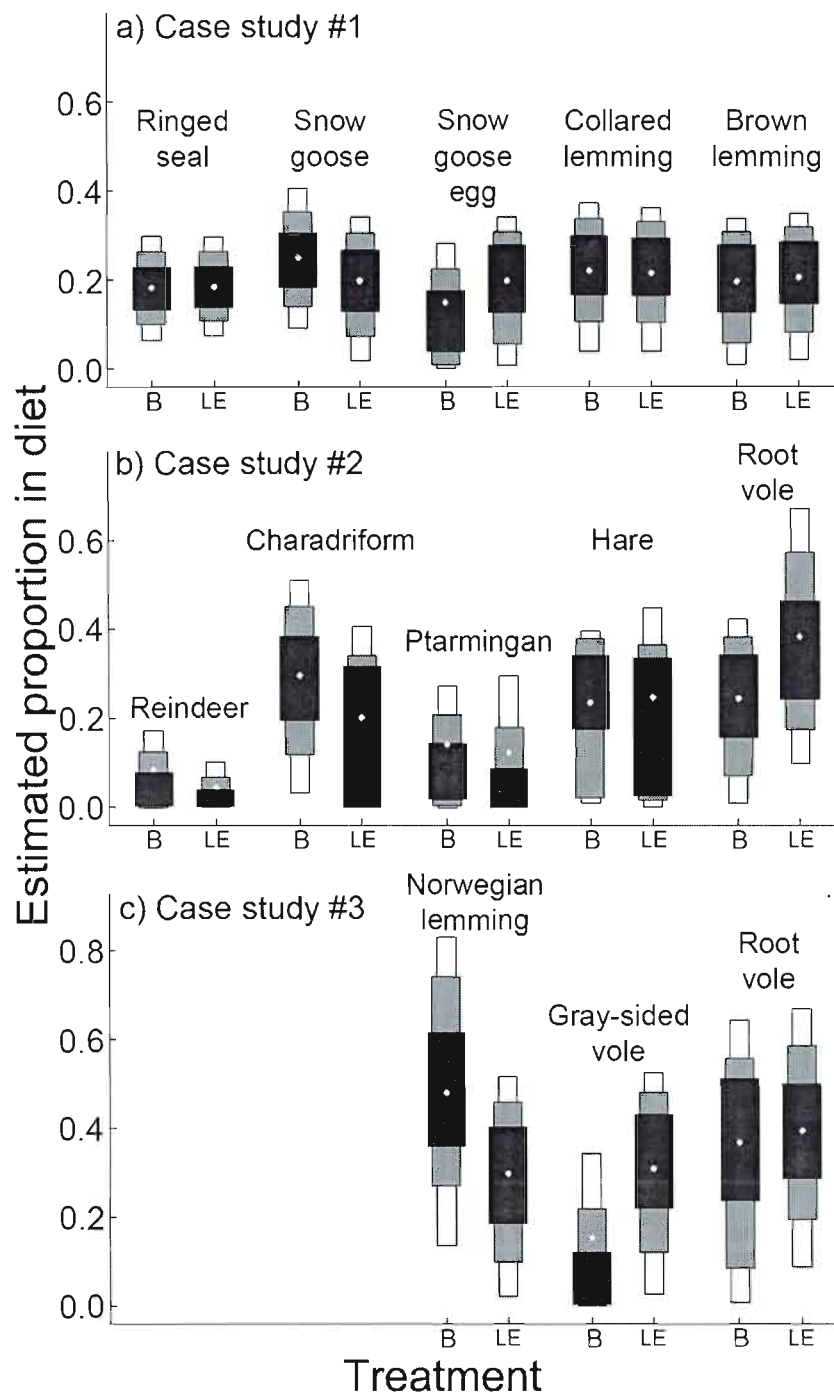


Figure 4.2 Diet reconstruction outputs from SIAR mixing models: for each source, we show median (white dot) 50, 75 and 95% credibility intervals (respectively dark gray, light gray, and white boxes) of the posterior probability distributions of proportions in diet, when using bulk tissue (B) and lipid extracted (LE) samples.

Case study #2 – The relative proportions of the two main sources in the arctic fox diet decreased from 30 to 20% (Charadriiform eggs) or increased from 24 to 38% (root vole muscle) (Fig. 4.2b). Removing lipids from lipid-rich sources (Ptarmigan and Charadriiform eggs) globally decreased their estimated contribution to the diet of the arctic fox, thereby increasing that of another, leaner, source (root vole). Hence, after LE, root vole muscle became the main source in the estimated diet, while Charadriiform eggs shifted from first to third rank, in terms of diet contribution. In comparison, changes in relative proportions for the three other sources (reindeer, ptarmigan eggs, and hare) were at least two times smaller ($\leq 5\%$). The change observed in the configuration of the mixing space after LE (Fig. 4.1b) could have helped to anticipate which source proportions would be affected by LE (e.g., that root vole muscle would become the main source due to its geometric proximity to the consumer). However, it was difficult to estimate the amplitude of the changes in all proportions, especially for sources situated geometrically distant from the consumer in the two-dimensional mixing space.

Case study #3 – This trophic system was the only one in which the $\delta^{13}\text{C}$ of the consumer (least weasel) was strongly affected by LE (Table 4.1, Fig. 4.1c). Following LE, the relative proportion of grey-sided vole muscle increased from 15% to 31%, while that of Norwegian lemming muscle decreased from 50% to 31%. The relative contribution of root vole muscle to diet changed little (+3%) after LE. We observed a change in diet composition following LE, with root vole becoming the major food source (instead of Norwegian lemming) and grey-sided vole contributing twice as much as calculated without LE.

4.3.3 Simulating effects of lipid extraction on diet estimates

We illustrate the use of Fatsim by applying it to case study #3 (Norway), where LE affected both sources and consumer isotopic ratios (Table 4.1). Results of simulations are summarized in table 4.2 and show the change in the estimates of diet composition following shifts in $\delta^{13}\text{C}$ (i.e., the absolute change of the relative proportion for any of the sources as estimated before vs. after the isotopic shifts). In other words, a change of 25% indicates that the proportion of at least one of the sources in the diet has, for example, increased from 5 to 30% or decreased from 50 to 25%. In order to interpret these changes in more detail, Fatsim allows users to

plot, for each line, (i) the consumer and sources in the mixing space before and after the isotopic shift (such as those in Fig. 4.1), and (ii) the SIAR estimates of diet composition before and after the isotopic shift (such as those in Fig. 4.2).

An overview of the results indicates that changes $\geq 10\%$ in diet composition should be expected for most combinations tested using case study #3. Moreover, the relative contribution of at least one source can change by up to 21% (Table 4.2). Considering the large potential effect of small variations in isotopic ratios on diet composition and the range of potential isotopic shifts induced by LE in samples (C:N ratio > 4.0 ; Table 4.1), we would conclude that lipids need to be removed for both consumer and sources in that specific trophic system.

4.4 Discussion

4.4.1 Effect of lipid extraction on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$

Our results show that lipid extraction (LE) induces shifts in isotope ratios of tissues when their C:N ratio is > 4.0 , a threshold value corresponding to lipid content $\leq 10\%$ in terrestrial animals (Post *et al.* 2007). It is in line with results from previous studies which tested direct effects of LE on isotope ratios (Logan *et al.* 2008). For C:N ratios < 4.0 , the shift in isotopic ratios was generally smaller than, or close to, our overall measurement error ($\pm 0.2\text{‰}$). When the C:N ratio ≈ 4.0 (e.g., lemming and vole; Table 4.1), the shift in $\delta^{13}\text{C}$ was not consistent among samples, making predictions of a shift in $\delta^{13}\text{C}$ is difficult when using normalization equations. The fact that LE also induced a change in $\delta^{15}\text{N}$ of whole egg (up to $+0.9\text{‰}$) is likely due to some leaching of nitrogenous compound (Sotiropoulos *et al.* 2004). However, the cause of this nitrogen leaching remains unclear and the amplitude of the isotopic shift was always three to four times smaller for nitrogen than for carbon.

Combination of shifts in $\delta^{13}\text{C}$ (‰) applied to consumer/sources					
Line #	Consumer (least weasel)	Grey-sided vole	Root vole	Norwegian lemming	Maximum absolute difference in mean proportions (%) in diet
0	0	0	0	0	0 (reference level)
1	+1	+1	+1	0	2
2	+1	+2	+1	0	3
3	+2	+2	+2	0	3
4	+1	0	+1	0	7
5	+1	+2	0	0	8
6	+2	+1	+2	0	8
7	+1	+1	0	0	8
8	+2	+2	+1	0	9
9	+1	+1	+2	0	11
10	+1	0	+2	0	11
11	+2	+1	+1	0	12
12	+1	0	0	0	12
13	+1	+2	+2	0	12
14	+2	0	+2	0	13
15	+2	+2	0	0	14
16	+3	+2	+2	0	14
17	+2	0	+1	0	15
18	+2	+1	0	0	16
19	+3	+1	+2	0	17
20	+3	+2	+1	0	18
21	+2	0	0	0	18
22	+3	0	+2	0	19
23	+3	+1	+1	0	20
24	+3	+2	0	0	21
25	+3	0	+1	0	22

Table 4.2 Table adapted from the output generated by Fatsim simulations on the Norwegian dataset (Case study #3). Each line corresponds to a specific combination of shifts in $\delta^{13}\text{C}$ for the tissues of consumer and prey. For each combination, the right-hand column indicates the corresponding maximum absolute change in mean proportion for any of the sources in the reconstructed diet. Lines were ranked from smallest to largest maximum effects of LE on mean proportions in reconstructed diet. Line #23 (bold) corresponds, in terms of shifts in isotopic ratios, to the situation we obtained after extracting lipids from our samples (see results).

4.4.2 Effect of lipid extraction on estimates of diet composition

In each of the three trophic systems, estimates of consumer diet composition reacted differently to LE. Although in case studies #1 and #2 the systems shared the same predator and had the same number of sources, it was difficult to transpose the consequences of LE between systems for diet reconstructions due to differences in the general configuration of the mixing space. In case study #3 the strong effect of LE on the consumer's isotopic ratio led to different reconstructed diets. It had an influence on the biological interpretation of this consumer's diet and not removing lipids, in this case, would have led to incorrect conclusions.

From a geometrical point of view, LE induced an important change ($\geq 10\%$) in estimated diet in two systems (case studies #2 and #3) that were characterized by the relative proximity of the end-members in the mixing space (Fig. 4.1), compared to the other system (case study #1). It is in accordance with the idea that greater isotopic distance among end-members should theoretically lead to less influence of a given shift in isotope ratios (Post *et al.* 2007). Other characteristics of a given trophic system, such as complexity, variability in isotope ratios, and degree of consumer specialization on lipid-rich sources, can indicate *a priori* the potential influence that LE (or other sources of isotopic variation) could have on diet estimates. Such characteristics (summarized in Table 4.3) can be observed when examining the geometric configuration of the system in the mixing space. As a general rule, isotopic variation is likely to have a reduced impact on diet estimates in a complex system with a generalist consumer, compared to a simpler system with a specialist consumer.

Overall, distributions of credible intervals (from SIAR; Fig. 4.2) and feasible contributions (from IsoSource; Appendix 4.2) were large, due to the considerable variability of particular prey isotope ratios, such as snow goose muscle. It might have contributed to dampening the potential effects of shifts in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ on diet outputs. The exact cause of this variability goes beyond the scope of this study, but high variability in source or consumer isotope ratios can actually be present in a given system, independent of lipid effects, and thus have an influence on diet estimates. Hence, in this context, the costs of LE could outweigh

the associated benefits. Using Fatsim, we could have anticipated this for case study #1 and thus have avoided the extra laboratory work of LE.

We used only one individual predator in each study system and it did not allow us to test additional biological hypotheses concerning predator-prey relationships. However, we only wished to illustrate our conceptual approach, so that the sample size of individual predators was not important here. We emphasize that using data from more than one individual predator in any of our case studies would have created a new trophic system, with potentially alternate biological interpretations of differences among systems.

	Effect of a given isotopic shift on diet estimates	
	larger effect	smaller effect
Complexity of the trophic system (number of sources)	<i>few</i>	<i>many</i>
Relative distance among sources in the mixing space	<i>clumped</i>	<i>dispersed</i>
Relative distance between shifting sources and consumer in the mixing space	<i>small</i>	<i>large</i>
Variability in isotopic ratios relative to distance between sources	<i>small</i>	<i>large</i>

Table 4.3 Summary of the characteristics of a given trophic system and the corresponding relative effect that isotopic shifts can have on diet estimates.

Several experimental studies have demonstrated the existence of statistically significant shifts in isotope ratios following LE, although the amplitude and direction of these shifts vary among studies, species and tissues (Søreide *et al.* 2006; Post *et al.* 2007; Logan *et al.* 2008; Mateo *et al.* 2008). It was suggested that isotopic shifts are likely to become ecologically significant when approaching 5.0‰ $\delta^{13}\text{C}$ (Ricca *et al.* 2007). Our data show that depending on the system, ecologically significant changes in diet estimates can already occur with shifts of 2.0‰ $\delta^{13}\text{C}$. Ecological significance depends on the specific question that is addressed in a given study. While the question of statistical significance remains important,

such case-specific variations require caution when translated into ecologically meaningful shifts of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (Sotiropoulos *et al.* 2004; Ricca *et al.* 2007). Alternatively, absence of statistical significance should not prevent us from verifying and interpreting the ecological implications of small variations in isotope ratios, for instance on the strength of trophic relationships. We acknowledge that potentially important limitations are inherent in use of isotope ratios at larger ecological scales, such as when basal trophic levels are not taken into account (Hoeinghaus & Zeug 2008). However, our approach suggests that SIA can strengthen ecological understanding of trophic systems when examining proximate and ultimate effects of isotopic variations at several scales, from individual consumers to entire food webs. In diet reconstruction studies, it is more difficult to determine *a priori* what level of shift in isotope ratios is ecologically meaningful. It is especially true when dealing with complex trophic systems, where the mixing space can be composed of many sources. In this case, both trophic dimensions, i.e., $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, should be taken into account and the effect of a given isotopic shift could be important or negligible depending on the relative positions of the mixture and end-members within the mixing space. With Fatsim, we suggest a method to explore these potential effects on the proportions of each end-member in the mixture.

In SIA, lipid-related issues can be approached at three different scales (Fig. 4.3); (i) at the scale of the individual source, LE can directly affect isotope ratios, (ii) at the scale of the mixing space, LE can cause changes in the relative geometry of the mixture and end-members, and (iii) at the larger scale of the trophic system, LE can induce changes in the quantification of the strength of consumer-source relationships. Our proposed simulations allow projecting immediate effects of LE on isotope ratios to the larger scale of the trophic system being studied (through interpretation of reconstructed diets). It is equivalent to testing how sensitive a mixing model is to variations in isotope ratios of individual sources or consumers. It is essential to have an idea beforehand of potential amplitude shifts that LE could cause in isotope ratios from different sources of the study system. If Fatsim predicts important changes in diet composition in response to shifts in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ that are within the range of realistic values, it is critical to apply LE (or other correction methods if available) to all tissue samples concerned.

4.4.3 Sensitivity of diet estimates to shifts in isotope ratios

The three case studies presented here as examples were relatively simple trophic systems. Yet it was not possible, without simulation, to anticipate the amplitude and direction of the changes in diet composition estimates caused by isotopic shifts on as few as two or three sources. Using simulations we demonstrated that these shifts can affect diet estimates to various degrees within a given system. The induced change in diet depends on the amplitude of the isotopic shifts and, equally important, on the combination of sources or consumers to which shifts apply.

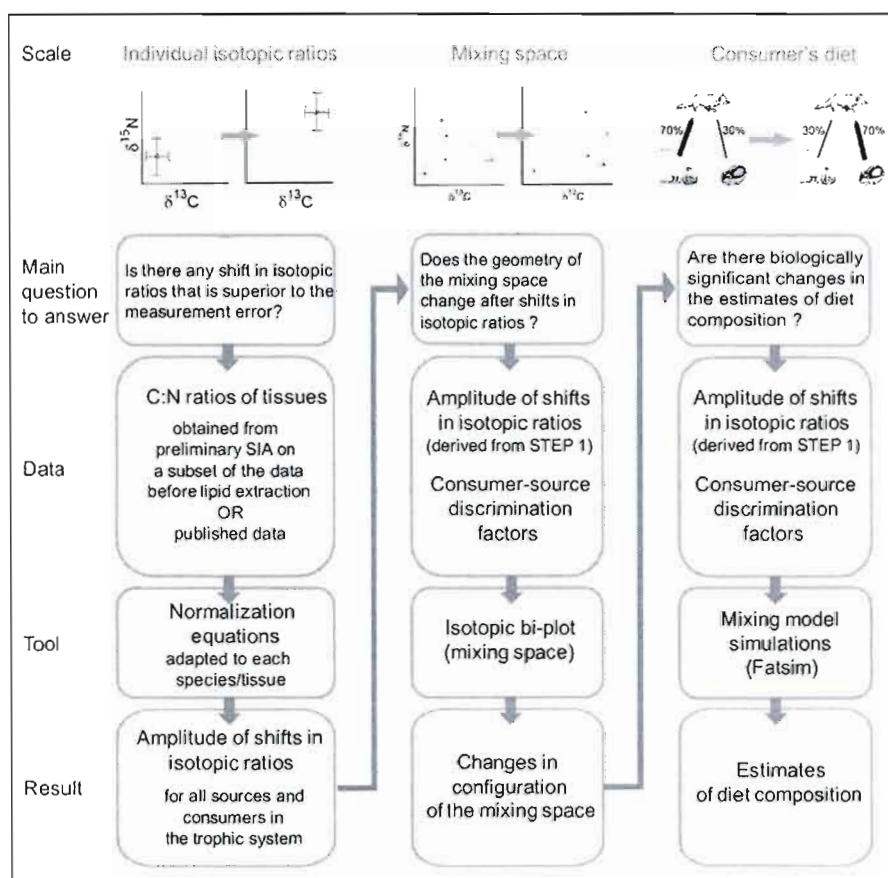


Figure 4.3 Summary diagram of the logical steps suggested when addressing issues of lipid extraction in stable isotope analysis and dietary reconstruction. It can be approached at three different scales, from the individual source (left) to the mixing space (middle), and finally to the trophic system (right). Following these steps should allow a better understanding of the biological significance of the effects of lipid extraction at each of these levels.

Fatsim can help field ecologists evaluating the effects of lipid removal on the interpretation of reconstructed diets in their studied trophic system, and thus facilitate the decision on whether or not to invest time and money in LE of samples. There are multiple sources of variations in isotope ratios (Urton & Hobson 2005) and such uncertainty can influence diet reconstruction at different levels depending on the trophic system considered. Fatsim can be used as a tool to explore effects of other sources of variation in mixing models outputs (e.g., discrimination factors, variability of prey isotopic ratios, and routing of dietary macronutrients). Depending on the configuration of the mixing space, a given system might be less sensitive to variability in isotope ratios. Quantifying such effects using simulations would help to interpret resulting diets and better understand the trophic system of interest.

Beyond facilitating the decision to remove lipids or not, Fatsim also has the potential to help increase comprehension of issues related the routing of dietary lipids. Fatsim estimates all possible diets along a gradient from no specific lipid routing (i.e., both lipid and protein fractions of the diet are used to build tissues) to a complete routing (i.e., all lipids are routed to other tissues or to metabolism). Choosing to remove lipids implies that one assumes these are not used by the consumer to build the tissue used for SIA. Therefore, although Fatsim cannot be used to determine the degree of isotopic routing, it can be used to explore the consequences of various degrees of routing on the interpretation of trophic relationships.

Acknowledgements

We thank (alphabetical order): J. Audun, M.-C. Cadieux, C. Cameron, D. Duchesne, C.-A. Gagnon, G. Gauthier, M.-A. Giroux, S. Hansen, J.-A. Henden, R.A. Ims, S. Killengreen, I. Pokrovsky, G. Szor, J.-F. Therrien, E. Tremblay, N.-G. Yoccoz, and numerous field assistants from 2003-2008 for help with data collection or sample preparation. We are very grateful to R. Inger and E. Soininen for useful comments on earlier versions, and also to M. Fast who provided editorial comments. We thank one anonymous associate editor and two anonymous reviewers for their constructive comments on this manuscript. We acknowledge the valuable advice of the SINLAB team (University of New Brunswick) on sample preparation for stable isotope analysis. We are indebted to Parks Canada and the Mittimatalik Hunters and Trappers Organization for allowing us to work in Sirmilik National Park of Canada. This study was supported by (alphabetical order): Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs, Centre d'Études Nordiques, Environment Canada, Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies, Indian and Northern Affairs Canada, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Network of Centres of Excellence of Canada ArcticNet, Norwegian Research Council through the International Polar Year project "Arctic Predators" (<http://www.arctic-predators.uit.no>) and through a Leiv Eiriksson mobility grant to A. Tarroux (Project # 200965), Nunavut Wildlife Management Board, Parks Canada, Polar Continental Shelf Program (PCSP), Université du Québec à Rimouski (UQAR), Université Laval, and University of Tromsø. Capture and immobilization procedures were approved by the UQAR Animal Care Committee (permit # CPA32-08-62) and field research by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada (permit # SNP-2007-1070 amended on 8 May 2008) as well as by the Norwegian Directorate of Nature Management. This work benefited from discussion with A. Angerbjörn, S. Bearhop, F. Courchamp, and R. Inger during the workshop "Stable isotopes and predator-prey interactions", University of Tromsø (16-18 March 2009).

Chapitre V

The marine side of a terrestrial carnivore: intra-population variation in use of allochthonous resources by arctic foxes

Arnaud Tarrow, Dominique Berteaux, and Joël Bêty

Contributions des auteurs (initiales)

Mise en place du protocole expérimental (AT)

Récolte des données (AT)

Analyse des données (AT)

Interprétation des résultats (AT, JB, DB)

Rédaction du manuscrit (AT)

Commentaires et correction du manuscrit (AT, JB, DB)

Financement (DB, JB)

Résumé

Il existe souvent, dans les populations de carnivores généralistes, de fortes variations interindividuelles dans le comportement alimentaire qui peuvent entraîner un agrandissement de la niche trophique à l'échelle de la population. Peu d'études ont examiné les causes possibles de cette variation au niveau individuel. En utilisant une population sauvage de carnivores de l'Arctique (renard polaire) comme modèle d'étude, nous avons testé des hypothèses concernant les causes possibles de variations de la niche isotopique, utilisée ici comme un indice de mesure de la niche trophique, aux niveaux populationnel et individuel.

Le renard polaire est une espèce opportuniste vivant dans des environnements terrestres et marins caractérisés par de fortes fluctuations spatiales et temporelles d'abondance des ressources. Tout d'abord, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle, en raison de leur caractère généraliste et en fonction de la variation temporelle de la disponibilité de leurs proies, les renards polaires subiraient des changements temporels de régime alimentaire et d'étendue de la niche isotopique. Ensuite, nous avons étudié comment la variation intrapopulation pourrait s'expliquer par les caractéristiques individuelles (sexe et statut reproducteur), ainsi que les facteurs environnementaux liés à la disponibilité des proies.

À cette fin, nous avons utilisé l'analyse isotopique du carbone et de l'azote et un modèle de mélange Bayésien en conjonction avec des modèles linéaires mixtes. Nous avons montré que (i) les populations de renard arctique peuvent subir une expansion à court terme de l'étendue de la niche isotopique, associée à une diminution la variation interindividuelle; (ii) cette tendance peut s'expliquer par les caractéristiques individuelles comme le statut reproducteur et le sexe ainsi que l'accessibilité aux ressources allochtones. (iii) Les cycles de lemmings ne semblaient pas influencer directement sur le régime alimentaire individuel des renards lorsque leur statut reproducteur était pris en compte. L'abondance des lemmings influencerait plutôt indirectement le régime alimentaire à l'échelle de la population, à travers un effet sur la proportion relative des individus reproducteurs. Nos résultats ont des implications pour la compréhension de la dynamique trophique dans l'Arctique, en particulier au sujet des mécanismes expliquant les liens trophiques entre les écosystèmes marins et terrestres par le biais des prédateurs.

Mots-clefs

Ressources allochtones, renard polaire, carbone et azote, relations prédateurs-proies, spécialisation, isotopes stables, niche trophique, *Vulpes lagopus*

Abstract

Generalist carnivore populations can display high inter-individual variation in diet, potentially leading to large trophic niche at the population level. Few studies have investigated the potential causes of this individual variation. Moreover, individual variation can be intensified by the use of allochthonous resources, i.e. resources coming from spatially distinct ecosystems.

Using a wild population of arctic fox as study model, we tested causal hypotheses about variation in population and individual isotopic niche, used here as proxy for the trophic niche. The arctic fox is an opportunistic forager dwelling in terrestrial and marine environments characterized by strong spatial and temporal fluctuations in resource abundance.

First, we verified that their generalist foraging habits and the temporal variation in prey accessibility would be reflected by temporal changes in their isotopic niche's width and diet. Second, we investigated whether within-population variation in isotopic niche could be explained by individual characteristics (sex and reproductive status) and environmental factors (spatiotemporal variation in prey availability). To this end, we used isotopic analysis and recent Bayesian mixing models in conjunction to mixed-effects linear models. We showed that (i) arctic fox populations can undergo short-term reduction in isotopic niche width associated to decrease in inter-individual variation in isotopic ratios. (ii) This intra-population variation was partly explained by breeding status, accessibility to allochthonous resources, and sex. (iii) Cycling lemmings seemed not directly influence the diet of individual foxes when taking into account their breeding status. Lemming abundance rather indirectly affected the diet at the population scale through an effect on the relative proportion of breeders. These results have implications for the understanding of trophic dynamics in the Arctic and shed light on mechanisms explaining the trophic links between marine and terrestrial ecosystems through movements and resource use of top-predators.

Key-words

allochthonous resources, *Alopex*, carbon and nitrogen, predator-prey relationship, specialization, stable isotope, trophic niche, *Vulpes lagopus*

5.1 Introduction

Individual variation in foraging behaviour can reduce competition for similar resources among individuals, with benefits translating into long-term stability at the population level (Estes *et al.* 2003; Svanbäck & Bolnick 2007; Araújo *et al.* 2010). Individual variation is thus a critical aspect of population ecology and the study of niche variation within populations has stimulated ecologists for decades (Van Valen 1965; Grant *et al.* 1976; Polis 1984; Svanbäck & Bolnick 2007). Understanding variation in trophic niche yields insights into community structure (Forero *et al.* 2004) and predator-prey dynamics in ecosystems (Svanbäck & Bolnick 2005), especially when applied to top-predators because they both affect and are affected by changes in prey populations. Spatiotemporal variation in resource abundance can induce intra-population niche variation in resource use (Ben-David *et al.* 1997; Darimont *et al.* 2009). However, individual causes of variation within populations are rarely addressed: when all individuals have access to the same types of resources, why do some specialize? Proximate factors, such as competition, have been proposed (Svanbäck *et al.* 2008), but it is still unclear which factors can ultimately trigger the use, or not, of a different resource by a given individual.

In order to properly direct conservation efforts and accurately predict the impacts of potential physical (climate) or biological (prey distribution) changes in ecosystems, it is essential to identify the factors inducing within-population variation in trophic niche. Matich, Heithaus and Layman (2010) recently suggested that future research should aim in that direction, especially regarding apex predators. Moreover, intra-population variation in resource use can have far reaching implications in an ecosystem when it involves the use of allochthonous resources, i.e. resources originating from distinct ecosystems (Polis & Hurd 1996). Allochthonous inputs of resources can indeed drastically influence the trophic dynamics at several levels (i.e. from predators to plants) in receiving ecosystems (Huxel *et al.* 2002; Croll *et al.* 2005).

Here, we investigated the effects of individual characteristics on the variation in individual resource use within the population of a key arctic terrestrial predator, the arctic fox (*Vulpes lagopus*, Linnaeus 1758). This species is an ideal study model for such questions: as an opportunistic specialist, it preys preferentially on small rodents but takes advantage of other prey, including marine mammals and birds, whenever available, then behaving as a generalist (Elmhagen *et al.* 2000). Moreover, arctic foxes are extremely mobile and can use the sea ice extensively in winter and spring, thereby sampling both terrestrial and marine food webs (Roth 2002; Pamperin *et al.* 2008; Tarroux *et al.* 2010a).

Measuring the long term trophic niche of individuals can prove difficult, unless one can sample individuals repeatedly over the period of time considered (Ben-David *et al.* 1997). When sequential sampling is not possible, stable isotope analysis can provide a global picture of the average diet integrated over a certain time span, which depends, for a given species, on the tissue considered (Caut *et al.* 2008). This approach yields a better picture of an individual diet than the sampling of one single point in time, e.g., through gut content or scat analysis (Bolnick *et al.* 2002; Matthews & Mazumder 2004). The use of stable isotope techniques to address questions about population trophic niche width and among-individual variation in diet has been growing recently (Newsome *et al.* 2009; Votier *et al.* 2010; Willson *et al.* 2010), along with new tools proposed to measure and compare among- or within-population differences (Bearhop *et al.* 2004; Layman *et al.* 2007; Semmens *et al.* 2009; Turner *et al.* 2010). However, linking isotopic to trophic niches is not always straightforward (Newsome *et al.* 2007). For instance, isotopic niche width depends not only on the number of prey types but also on the variation among their isotopic ratios (Flaherty & Ben-David 2010). Two populations with the same trophic niche could thus have very different isotopic niches, and conversely. It is thus essential to always ascertain that comparisons are appropriate: a system where food sources are similar for all groups compared and are well differentiated in the isotopic space seems ideal. The system we used here was close to ideal, with a strong marine-terrestrial isotopic gradient and a limited number of isotopically-distinct food sources that remained similar throughout the study period. Therefore, we assumed that the isotopic niche provided a good estimate of the trophic niche in our study population.

Using stable isotope analysis of carbon and nitrogen from blood samples collected on wild arctic foxes from a single population, we tested three hypotheses. (i) During the pup-rearing period, there is a temporal decrease in isotopic niche width of arctic foxes at the population scale, due to a decreasing accessibility to marine resources. We predicted population isotopic niche to be largest early in the season, when foxes can easily travel on sea ice and access both marine and terrestrial habitats. (ii) Because breeding foxes reproduce in dens and are central place foragers, we expected that breeding status of individuals would affect their resource use. We predicted that territorial breeding foxes would have a more terrestrial isotopic signature, as opposed to the more mobile non-breeding individuals who do not defend a territory. (iii) Annual fluctuations in abundance of the main terrestrial prey (cycling lemmings) should modulate the input from the marine ecosystem and therefore have an impact on individual isotopic ratios. We predicted that terrestrial and marine food webs would be largely decoupled during peak lemming years, due to high availability of the preferred terrestrial prey.

5.2 Material and methods

5.2.1 Study population

We studied arctic foxes on the south plain of Bylot Island (73° N, 80° W) in Sirmilik National Park, Nunavut, Canada. A small region offers suitable denning habitats (Szor *et al.* 2008), but the rest of the island consists mainly in glaciers. Our research area increased during the study, from 425 km² in 2003 to 520 km² in 2008. There are two species of lemmings: brown (*Lemmus sibiricus*, Kerr 1792) and collared (*Dicrostonyx torquatus*, Pallas 1778) lemmings. Both follow a 3 to 4-year cycle in abundance (Gruyer *et al.* 2008). Bylot supports one of the largest colonies of greater snow goose (*Chen caerulescens atlantica*, Linnaeus 1758). More than 25,000 pairs can reproduce there, mostly concentrated in an area of ca. 45 km² (Fig. 1; Reed *et al.* 2002). Foxes eat lemmings and alternatively migratory birds, primarily snow geese (Giroux 2007; Careau *et al.* 2008). Local Inuit indicate that from late October to mid July, some foxes feed on marine resources, mainly ringed seal (*Pusa*

hispida, Schreber 1775) carcasses and juveniles found on the sea ice nearby (Gagnon & Berteaux 2009).

5.2.2 Sampling design

From 2003 to 2008, we collected 74 whole-blood samples for a total of 60 individual arctic foxes (details in appendix 5.1 and 5.2). To cover most of the pup-rearing period, we captured breeding and non-breeding arctic foxes from May 13th to August 18th. We used padded foot-hold traps (model Softcatch # 1, Oneida Victor Ltd, USA) and commercial lures. We anaesthetized animals using a combination of medetomidine (0.05 ml/kg) and ketamine (0.03 ml/kg) and collected 1 ml of blood from the cephalic vein. We kept samples in 70% ethanol. We marked individuals with coloured and numbered plastic ear tags (Model Rototag, Dalton Inc, Ireland). We used atipemazole (0.05 ml/kg) as antidote before releasing individuals at capture site. Starting in 2006, we used automatic cameras (Reconyx Inc., USA) at dens to confirm reproductive activity of individuals when direct observations were impossible. Breeding status was thus assigned correctly. We crossed information from different sources (live capture, automatic camera, den observations) to estimate a yearly proportion of breeding foxes in the study population.

We collected muscle samples opportunistically on freshly killed prey found at fox dens (lemming, goose, seal), during concurrent studies (lemming), or from local hunters (seal). We sampled goose eggs when found freshly depredated in their nest or at fox dens. Sample sizes for all prey are appendix 5.2.

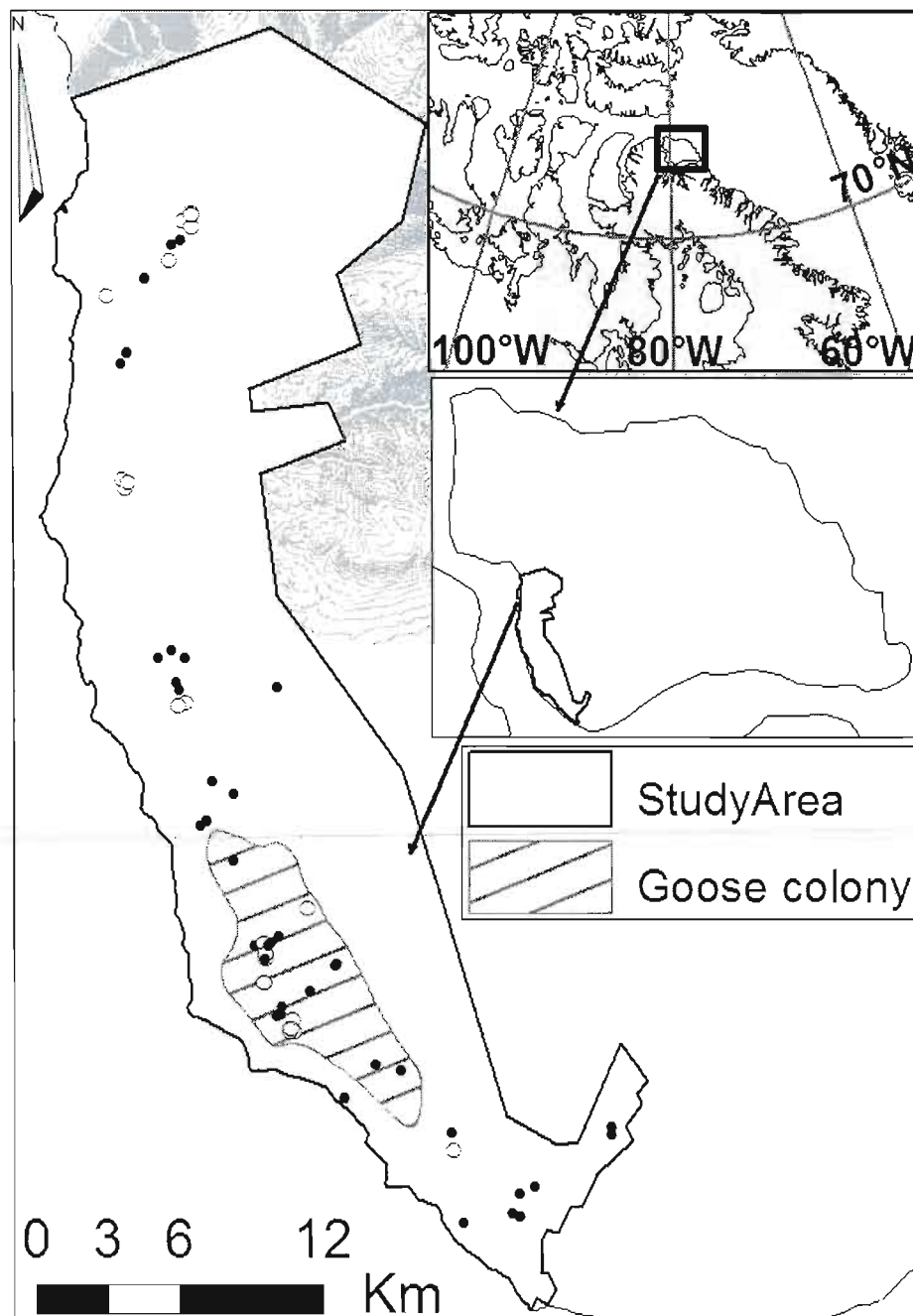


Figure 5.1 Locations of capture sites for breeding (●) or non-breeding (○) arctic foxes, as well as the estimated average extent of the goose nesting colony within our research area on Bylot Island (73°N, 80°W), Nunavut, Canada.

5.2.3 Isotopic analysis

Samples were frozen at -80°C (>24h), lyophilised or oven-dried at 60°C (>48h), and powdered using mortar and pestle. To remove potential bias, we extracted lipids from prey tissues before analysis, although in our case it was not absolutely necessary (Tarroux *et al.* 2010b). Lipid extraction (LE) was done through successive rinsing of powdered samples with 2:1 chloroform-methanol as a solvent, following the modified method of Bligh and Dyer (1959). LE was done at the Stable Isotopes in Nature Laboratory (SINLab), New Brunswick. We also tested the effects of LE on ten samples of arctic fox blood: we detected no effect on carbon or nitrogen isotopic ratios and remaining samples were thus not treated. All samples were analyzed at SINLab through combustion in a Carlo Erba NC2500 Elemental Analyzer before delivery to a Finnigan Mat Delta Plus mass spectrometer (Thermo Finnigan, Bremen, Germany). Stable isotope ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) are expressed as ‰ of the deviation from isotopic ratios of international standards, i.e., Pee Dee Belemnite carbonate (PDB) for carbon and atmospheric air (AIR) for nitrogen.

$$X = [(R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}] \times 1000,$$

where X (in ‰) is $\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$ and R is the absolute isotopic ratio, respectively $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Analytical error is reported by providing measures of precision and accuracy (Jardine & Cunjak 2005). We evaluated overall measurement precision by randomly duplicating a subset of samples: it includes error of precision from the spectrometer and within-sample variation due to lack of homogeneity of powdered samples. Average absolute difference between duplicates was $0.16\text{‰} \pm 0.05$ (95% confidence interval, $n=40$) for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. Accuracy was estimated with measurements (mean \pm SD) of a commercially available standard (acetanilide, Elemental Microanalysis Ltd.): $\delta^{13}\text{C} = -33.6\text{‰} \pm 0.1$ and $\delta^{15}\text{N} = -3.2\text{‰} \pm 0.3$ ($n=53$).

5.2.4 Diet reconstruction using mixing models

We used the R package (R Development Core Team 2010) Stable Isotope Analysis in R (Siar; Parnell *et al.* 2008) to reconstruct the average diet of arctic foxes at two levels, i.e. individuals and population, during three successive periods of *circa* one month each: mid-

April to mid-May (Spring), mid-May to mid-June (Early-summer), and mid-June to mid-July (Mid-summer). Periods were defined *a priori* based on the availability and phenology of potential prey species (appendix 5.2). We assumed that isotopic ratios of carbon and nitrogen in whole blood samples represented the average diet of the previous month, based on the average turnover rate of blood cells estimated experimentally for this species (Lecomte *et al.* 2011): thus, for each period we used the isotopic ratios of consumers that were captured during the next month (e.g., for Spring we used samples from arctic foxes captured in Early-summer ; appendix 5.2). Isotopic ratios of consumers and prey were plotted in C-N isotopic bi-plots for each period separately (Fig. 5.2), taking prey-specific discrimination factors into account. Discrimination factors ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$) used for arctic fox blood were based on values available from an experiment conducted on farmed arctic foxes in Ås, Norway (Lecomte *et al.* 2011).

For each period, we also calculated the centroids of the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values for arctic foxes. In a given isotopic system (here, C-N isotopic bi-plot) trophic diversity among individual consumers corresponds to their degree of spread in the isotopic bi-plot, assuming that all prey have distinct isotopic ratios. It can be assessed by measuring the mean distance between each point and the centroid (Layman *et al.* 2007; Turner *et al.* 2010). We suggest that mean distance to the centroid is a more reliable proxy for population niche width than total area, because it is by definition much less sensitive to outliers. Due to low and unbalance sample size among years (appendix 5.2, lower table), we could not test for differences in prey isotopic ratios among year: we therefore assumed that prey isotopic ratios did not vary from year to year. Carbon isotopic ratios of goose muscle drifted within the season (i.e. from June to July; -2.8‰, ANOVA with *d.f.*=1,16, *F*=19.78, *p*<0.001), so we used period-specific isotopic ratios for this source (Fig. 5.2).

We ran *siar* mixing models using the following parameters: *iterations*=3,500,000, *burnin*=500,000, *thinby*=10 (Parnell *et al.* (2008) explain the meaning and setting of parameters). *siar* can account for concentration-dependence, so we integrated this information to the models.

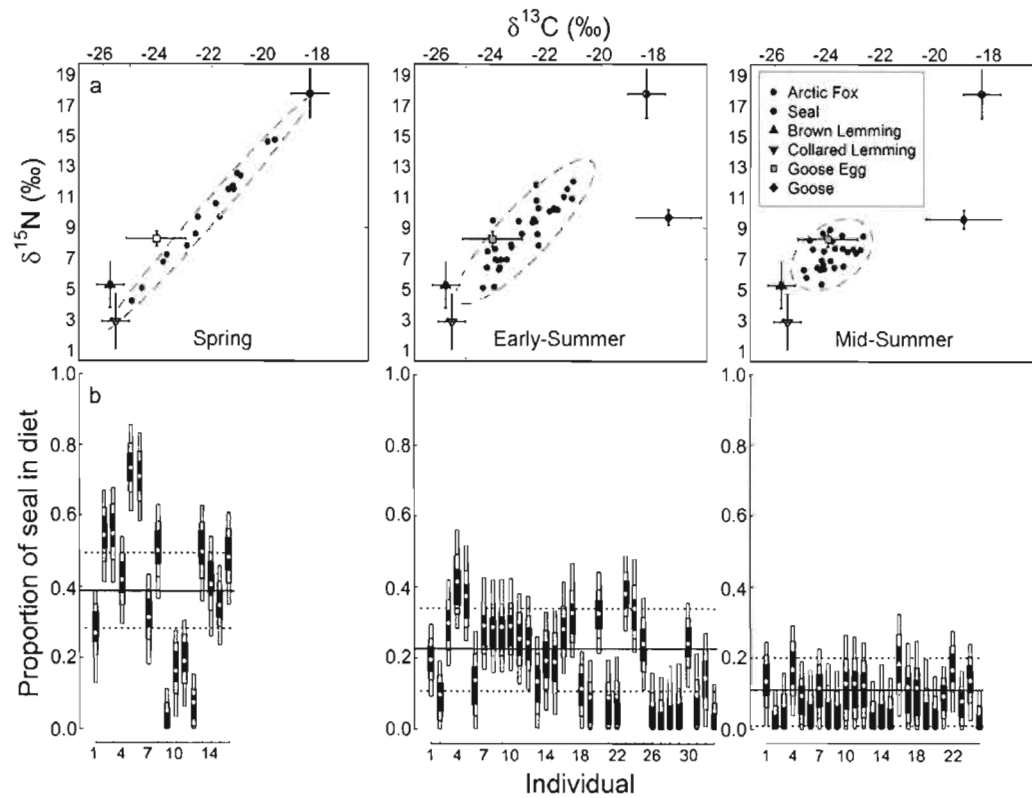


Figure 5.2 *Upper panel:* Isotopic bi-plots ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) of arctic foxes sampled between 2003 and 2008 and their potential prey. Dashed grey lines show the 95% CI dispersion ellipses based on standard deviation of foxes' isotopic ratios for each period during the pup-rearing season (for descriptive purposes only). For sample sizes of prey see appendix 5.2. Spring: foxes sampled from mid-May to mid-June; Early-summer: mid-June to mid-July; Mid-summer: foxes sampled mid-July to mid-August. *Lower panel:* Corresponding *siar* output distributions of the relative proportion of marine sources (seal) in the reconstructed diet of each individual and by period. We show the mean (white dot) as well as the 50, 75, and 95% credibility intervals (respectively dark gray, light gray, and white boxes) of the *siar* posterior probability distributions. For each period, continuous and dotted lines show the mean and 95% credibility intervals at the population level.

5.2.5 Modeling individual $\delta^{15}\text{N}$

Carbon and nitrogen isotope ratios are strongly correlated in the Bylot trophic system (Fig. 5.2, upper panel) for consumers (Pearson's $r=0.92$, $p<0.001$, $n=60$ individuals). Modeling both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ would thus have been redundant. Model ranking was similar when we used $\delta^{13}\text{C}$ as a response variable. Moreover, the seasonal drift in isotopic ratios of goose muscle prevented us from using this dimension (X-axis on Fig. 5.2, upper panel) to discriminate marine from terrestrial sources in Early-summer. In addition, $\delta^{15}\text{N}$ was more variable (Table 5.1, Fig. 5.2). On the $\delta^{15}\text{N}$ axis, higher values ($>10\text{‰}$) indicated a more marine signature, while lower values ($<9\text{‰}$) indicated a more terrestrial signature. We thus used $\delta^{15}\text{N}$ as response variable in linear mixed-effects models (LMM).

We selected models in R (R Development Core Team 2010) using the packages *lme4* (Bates & Maechler 2010) and *qpcR* (Ritz & Spiess 2008). Forty-nine individuals were captured once, eight were captured twice, and three were captured thrice. Hence, we used individual identity (*Fox ID*) as a random factor in LMM to take the covariance structure of the data into account and correct for potential pseudo-replication. Sample size was too small to include both *Fox ID* and *Year* as random factors. However, model ranking and estimates were similar when we ran proposed models with only *Year* as random factor (not shown). Observed trends were thus due to the fixed variables rather than unexplained inter-annual variation. We used five explanatory variables as fixed effects in LMMs:

- Breeding status (*Breeding*; 2 levels: yes/ no). Individuals that were observed providing care to pups at dens were considered as breeders. Four individuals whose breeding status could not be confirmed were excluded from the models to eliminate missing values, which LMM cannot handle.
- Time period (*Period*; 3 levels: Spring, Mid- and Early-summer (appendix 5.2)).
- Sex of individuals (*Sex*; 2 levels: male/female).
- Distance to the edge of the goose colony (*Goose*; 2 levels: close/far) was classified as a binary variable. We did not expect a linear effect from *Goose* on the $\delta^{15}\text{N}$ of arctic foxes, but instead a threshold effect, this food sources and especially goose eggs, becoming marginal in the diet beyond a certain distance (Giroux 2007). We used packages *tree* and

mgcv (Wood 2006) to fit a regression tree to the response variable of a generalized additive model using $\delta^{15}\text{N}$ as response variable and the smoothed distance to the goose colony (in km) as the only explanatory variable. The first node of the regression tree split the data into two groups maximizing inter-group variance while minimizing intra-group variance. Based on this, the distance threshold was set at 6.2 km from edge of the colony. The colony contour could only be delimited in 2007, and 2008: we used the average extent of the colony during these two years and assumed that the shape of the colony remained similar throughout the study.

- Index of lemming abundance as a continuous variable (*Lemming*; number/100 trap nights). Lemming abundance was estimated for both species simultaneously through snap-trapping at two different sites situated *ca.* 30 km apart in the study area and represented over 1000 trap nights per year (for details see; Gruyer *et al.* 2008; Morrisette *et al.* 2010).

We constructed *a priori* eleven models corresponding to plausible research hypotheses (*sensu*, Burnham & Anderson 2002). For instance, due to sexual differences in parental care (Audet *et al.* 2002) we tested interactions between *Sex* and *Breeding*, expecting that breeding females have more terrestrial isotopic ratios (lower $\delta^{15}\text{N}$). We also predicted that differences in $\delta^{15}\text{N}$ due to breeding status would vary with the period considered; in Spring adults caring for pups cannot leave their den for long periods, whereas both sexes reduce parental care by Mid-summer. Thus, we tested for potential interactions between *Period* and *Breeding*.

Sample sizes were too small to consider models with >2 interactions. We used the maximum likelihood (ML) method during the selection process and the Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AIC_c) to determine which model was better supported by our data (Burnham & Anderson 2002). However, we estimated model parameters using the restricted maximum likelihood (REML) method, which generates more conservative estimates of variance components (p. 150-151; Pinheiro & Bates 2000). We calculated confidence intervals (95% C.I.) for all estimates using Markov Chain Monte Carlo methods (MCMC) resampling from the posterior distributions of the parameters of the top-ranking model (1,000,000 iterations).

5.3 Results

5.3.1 Population isotopic niche and individual variation in resource use

We confirmed our first hypothesis of a general decrease in isotopic niche width from Spring to Mid-summer. Ranges in carbon and nitrogen isotopic ratios decreased more than two-fold between Spring and Mid-summer (Table 5.1 and Fig. 5.2, upper panel). In addition, average population $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were, based on 95% CI, significantly lower in Mid-summer than in the two previous periods (Table 5.1). As predicted, both shift and reduction in $\delta^{15}\text{N}$ range denoted a change in diet through time, from both marine and terrestrial in Spring to almost exclusively terrestrial in Mid-summer.

We found high inter-individual variation in Spring, some individuals specialized on marine sources, whereas others specialized on terrestrial sources, particularly lemmings (Fig. 5.2, lower panel). Intra-population variation in diet (average distance to the centroid) decreased significantly from Spring ($2.8 \pm 0.5\%$ SE) to Mid-summer ($1.0 \pm 0.1\%$ SE; Table 5.1). Higher average isotopic niche width in Spring was thus associated to higher inter-individual variation in diet regarding the use of marine vs. terrestrial sources. We reconstructed individual diets to illustrate inter-individual differences in use of marine sources (seal) for each period (Fig. 5.2; lower panel). Estimated average relative contribution of marine sources at the population level decreased from 0.39 (95% CI=[0.28; 0.49]) in Spring to 0.23 [0.11; 0.34] in Early-summer and 0.11 [0.00; 0.20] in Mid-summer, when the 95% CI included zero. Hence, we could confirm that the decrease in isotopic range and average distance to centroid was indeed due to a shift toward a more uniformly terrestrial diet for the population, corresponding to lower $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values.

5.3.2 Effects of individual characteristics on resource use

We also confirmed our second hypothesis: according to the most supported model (Tables 5.2 & 5.3), non-breeding foxes had higher $\delta^{15}\text{N}$ in Spring (+4.9‰ on average; Table 5.3), but this gap lessened in Early- and Mid-Summer (interaction between *Period* and *Breeding*). This preferred model confirmed a strong temporal trend in $\delta^{15}\text{N}$, with average $\delta^{15}\text{N}$ being smaller in Mid-Summer than in Spring (-1.3‰ on average; Table 2). Therefore, individual differences in nitrogen isotopic ratios due to breeding status dampened in the course of the summer, through a sharp decrease in $\delta^{15}\text{N}$ of non-breeders and a slight decrease in $\delta^{15}\text{N}$ of breeders (Figure 3). The distance from the goose colony had an influence on individual $\delta^{15}\text{N}$ and it confirmed the existence of a spatial pattern in isotopic ratios. Individuals captured far from the goose colony (i.e., ≥ 6.2 km) had smaller $\delta^{15}\text{N}$ ($-2.8 \pm 0.8\text{‰}$, 95% C.I.) than those captured closer. Males had higher $\delta^{15}\text{N}$ on average than females ($1.7 \pm 0.8\text{‰}$, 95% C.I.), but only if they were breeding. Otherwise, $\delta^{15}\text{N}$ was similar for both sexes (interaction between *Sex* and *Breeding*).

5.3.3 Lemming cycles and resource use at the individual level

We could not confirm our third hypothesis that lemming cycles had a direct influence on individual $\delta^{15}\text{N}$. *Lemming* was excluded from the top model but was retained in a second model which received substantially less support ($\Delta\text{AIC}_c=2.7$; Table 5.2) and differed from the best one by only one parameter. The model including *Lemming* had log-likelihood value only slightly better (-110.5 vs. -110.6 for the best model). Moreover, the parameter estimate for *Lemming* in this second model was 0.3 ± 1.4 (95% C.I.), thus with a 95% C.I. centered on zero. Hence, we did not consider the more complex model as being competitive with the higher ranked model and concluded *Lemming* was not meaningful to explain variation in individual $\delta^{15}\text{N}$ (Burnham & Anderson 2002; Arnold 2010). However, we checked for any potential indirect influence of lemming cycles on the diet of the whole population by exploring the potential correlation between *Lemming* and the proportion of breeders among the individuals captured. Higher proportion of breeders captured was indeed associated to higher lemming abundance (Fig. 5.4). We address this issue further in the discussion.

	n	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$			$\delta^{15}\text{N} \text{ ‰}$			Distance to centroid	
		mean	95% CI	range	mean	95% CI	range	mean	95% CI
Spring	16	-22.1	[-22.9;-21.4]	[-24.9;-19.7]	9.9	[8.4;11.4]	[4.2;14.7]	2.8	[2.7 ; 3.9]
Early-summer	33	-22.8	[-23.2;-22.5]	[-24.4;-21.1]	8.7	[8.1;9.4]	[5.1;12.1]	1.9	[1.5 ; 2.3]
Mid-summer	25	-23.9	[-24.2;-23.7]	[-24.9;-22.7]	7.2	[6.9;7.6]	[5.3;8.9]	1.0	[0.8 ; 1.2]

Table 5.1 Mean, 95 % confidence interval (CI), and range of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ (‰) values of all samples pooled by period (n=sample size). Mean distance to the centroid (CD) is also indicated for each period.

Model (random factor: <i>Fox ID</i>)	<i>k</i>	LogLik	ΔAIC_c	AIC_c weight
<i>Breeding * (Sex + Period) + Goose</i>	11	-110.6	0.0	0.778
<i>Breeding * (Sex + Period) + Goose + Lemming</i>	12	-110.5	2.7	0.205
<i>Lemming * Goose + Breeding * Period + Sex</i>	12	-113.6	9.0	0.009
<i>Lemming * Period + Breeding * Sex + Goose</i>	12	-114.6	10.9	0.003
<i>Period * (Breeding + Lemming) + Goose + Sex</i>	13	-113.2	11.2	0.003
<i>Lemming + Period + Breeding + Goose + Sex</i>	9	-119.6	12.4	0.002
<i>Period * (Breeding + Lemming) + Goose</i>	12	-118.1	17.9	0.000
<i>Lemming * (Period + Goose) + Breeding + Sex</i>	12	-118.5	18.7	0.000
<i>Lemming * (Sex + Period) + Goose</i>	11	-126.6	32.1	0.000
<i>Breeding * (Sex + Period) + Lemming</i>	11	-128.1	35.0	0.000
<i>Breeding + Lemming</i>	5	-147.1	57.4	0.000
<i>intercept only</i>	3	-154.2	67.1	0.000

Table 5.2 Mixed-effects model selection using ML, for nitrogen isotopic ratio ($\delta^{15}\text{N}$ ‰) in adult arctic foxes on Bylot Island, Nunavut. *k*=number of parameters; *LogLik*= Log-likelihood. Model parameters: *Breeding*=breeding status, *Goose*= distance to goose colony (close/far), *Lemming*=index of lemming density (nb/100 trap-nights), *Period*=Time period (Spring, Early-summer, or Mid-summer), *Sex* (male or female). See main text and appendix 5.2 for details.

Random effect = Fox ID, $SD_{intercept}=0.6$, $SD_{residuals}=1.0$		
Fixed effects	Estimates	95% C.I.
Intercept	8.2	[7.3; 9.3]
<i>Breeding</i> (No)	4.9	[3.2; 6.2]
<i>Sex</i> (Male)	1.7	[0.9; 2.4]
<i>Period</i> (Early-summer)	-0.2	[-1.3; 0.8]
<i>Period</i> (Mid-summer)	-1.3	[-2.5; -0.4]
<i>Goose</i> (Far)	-2.8	[-3.6; -2.0]
<i>Breeding</i> (No) * <i>Sex</i> (Male)	-2.0	[-3.3; -0.6]
<i>Breeding</i> (No) * <i>Period</i> (Early-summer)	-2.6	[-4.2; -0.8]
<i>Breeding</i> (No) * <i>Period</i> (Mid-summer)	-2.4	[-4.3; -0.6]

Table 5.3 Parameter values estimated (in ‰ $\delta^{15}\text{N}$, with 95% Credibility Interval), for the general linear mixed-effects model that received best support (Table 5.2). Model was fitted using REML. The fixed intercept represents the estimated average $\delta^{15}\text{N}$ in Spring (*Period*), for Females (*Sex*) that were Breeding (*Breeding*) and Close to the colony (*Goose*).

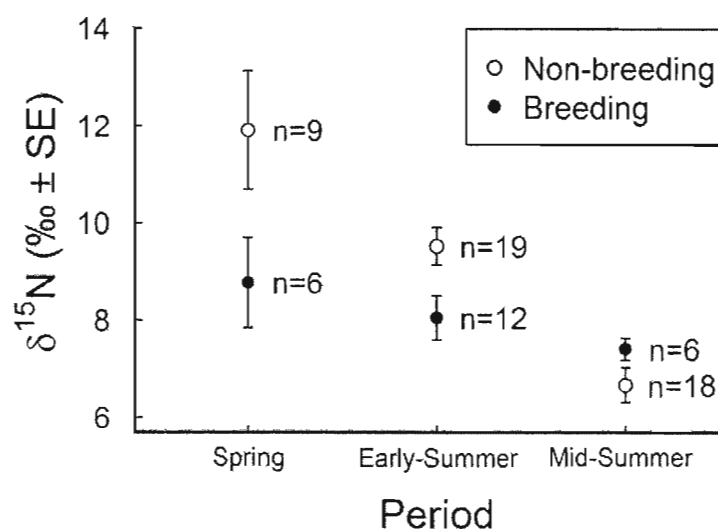


Figure 5.3 Average $\delta^{15}\text{N}$ (‰ \pm SE) of arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, based on their breeding status and period of the pup-rearing season. Spring: foxes sampled from mid-May to mid-June; Early-summer: foxes sampled mid-June to mid-July; Mid-summer: foxes sampled mid-July to mid-August. Numbers on the graph indicate sample sizes and data from year 2003 to 2008 were pooled together.

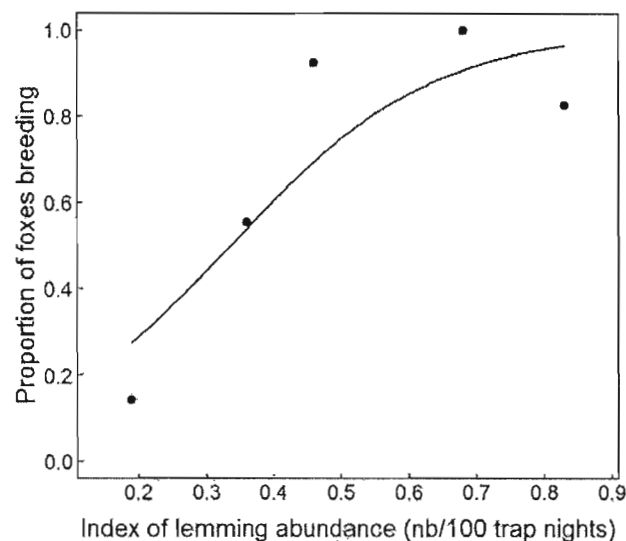


Figure 5.4 Proportion of breeding foxes captured annually as a function of the index of lemming density. The curve represents predictions from a logistic regression model fitted to the data (for descriptive purposes only). Correlation between proportion of breeders and lemming index was strong but not statistically significant, due to the small sample size (Pearson's $r=0.79$, $t=-2.2254$, $df=3$, $p = 0.1125$). Total number of foxes captured each year is available in Table S1, Supporting Information. We used only years 2004-2008, because number of captures were too small in 2003 to estimate reliably the proportion of breeders.

5.4 Discussion

Individual variation in resource use is common and has been described in a wide range of taxa (Bolnick *et al.* 2002; Estes *et al.* 2003), but it is still unclear how resource partitioning takes place within a given population (Araújo *et al.* 2010). For instance, the degree of individual variation can be explained by factors such as hereditary foraging behaviour (Estes *et al.* 2003), habitat partitioning (Svanbäck *et al.* 2008), or geographically distinct sub-populations (Szepanski *et al.* 1999; Darimont *et al.* 2009). Extreme cases of individual variation, such as long-term dietary specialization, occur in sympatric populations (Ford *et al.* 1998; Estes *et al.* 2003). But individual variation can also be dynamic and occur only temporarily within a population (Ben-David *et al.* 1997). Temporal variation in trophic niche

of top-predators can have important consequences on predator-prey relationships and facilitate long-term stability of predator populations in variable environments (Szepanski *et al.* 1999). When these predators forage in more than one food web, it may also link otherwise discrete food chains within or between ecosystems (Polis & Hurd 1996; Matich *et al.* 2010), thereby potentially affecting the flow of resources between ecosystems (Huxel *et al.* 2002). Identifying the factors generating intra-population variation in top-predators is thus necessary to better understand how food webs are structured and connected to each other.

In an opportunistic and long-ranging carnivore dwelling both the arctic tundra and sea ice, we could expect that high behavioural flexibility of individuals would generate intra-population niche variation. Spatial variation in resource use was documented earlier between arctic fox populations at large scale (Angerbjörn *et al.* 1994). At finer scale, it was suggested that within populations individual differences in diet could be associated to variation in resource distribution (Angerbjörn *et al.* 1994; Pond *et al.* 1995; Gagnon & Berteaux 2009). Our study is the first to address the question of diet variation among individuals and at fine spatiotemporal scale in an arctic terrestrial carnivore. By relating information on individuals to their diet and isotopic composition, we show that individual characteristics can explain short temporal scale variation in resource use.

5.4.1 Population isotopic niche and individual variation in resource use

Individual variation and specialization in resource use can change rapidly, e.g. at seasonal scale, and almost disappear later on (Ben-David *et al.* 1997). Hence, a population formerly composed of generalists and specialists could become homogenously generalist. Isotopic niche of the arctic fox population decreased from Spring to Mid-Summer. Niche reduction was mainly due to a strong decrease in use of marine resources. This rapid decoupling of the terrestrial and marine food chains could be related with two events linked to prey availability. First, an increase in availability of terrestrial prey, particularly snow geese arriving in large numbers in late May to nest in the area (Bêty *et al.* 2001). Second, a decrease in the accessibility of marine prey, in particular seals and their offspring, which can constitute an important food source for arctic foxes in winter and spring (Roth 2002). Seal pups, growing larger during that period, become more difficult to catch (Smith 1976). The melting of the

landfast ice surrounding Bylot Island, usually completed by late July but starting more than one month earlier, can also reduce accessibility to marine prey in summer although carcasses left ashore by local hunters can still be used (Gagnon & Berteaux 2006).

Early in the season (Spring) there was a strong alignment of resource use along a continuous lemming-seal gradient, including lemming- or seal-specialists. Roth (2002) did not find any evidence for a bi-modal distribution of foxes' isotopic ratios in winter, which would have indicated the existence of two distinct foraging preferences in his study population (i.e., marine vs. terrestrial). Moreover, he found no difference in the use of marine resources between sex classes in winter. In line with his results, we did not find a bi-modal distribution of isotopic ratios in Spring, but rather a continuum from mainly terrestrial to mainly marine diets. In fact arctic foxes foraged either on sea ice, on land, or in both habitats. There was apparently no clear dichotomy in their foraging behaviour, which is consistent with the fact that they are opportunistic (Hersteinsson & MacDonald 1982; Elmhagen *et al.* 2000) and with the observations of local Inuit experts that foxes of the terrestrial type also use the sea ice in winter and spring (Gagnon & Berteaux 2009). Inuit experts mention the occurrence of two distinct individual foraging tactics in arctic foxes, with some foraging mainly on the sea ice and at floe edges, while others would stay inland most of the time, including in winter (Gagnon & Berteaux 2009). However, among this latter "terrestrial" type, they report seasonal and short-term movements towards the sea ice, particularly in spring when seal pups are available. Our results agree with these observations and complement them by showing that use of sea ice for foraging purposes can vary highly between individuals from the terrestrial type.

Surprisingly, there were no lemming-specialists in Early- or Mid-Summer, which are periods when lemming density and accessibility (due to the absence of snow cover) can be very high. Although other species such as migratory birds are present only during that period, we expected arctic foxes to preferentially select small rodents when available. Our results confirm the fact that arctic foxes are not true lemming specialists, and suggest that they are not even opportunistic specialists on Bylot Island (Elmhagen *et al.* 2000). It seems, instead, that they are versatile and generalist foragers. This characteristic, associated to their high mobility (Tarrowx *et al.* 2010a), actually allows them to link the food chains from two distinct

ecosystems, the arctic tundra and the nearby marine environment. There is no evidence that this high individual variation could be due to differential accessibility of marine resources. Our study area includes a large proportion of shoreline and most capture sites were situated within a few kilometres of the shore. Arctic foxes can cover large distances at high speed (up to 90km/day; Tarroux *et al.* 2010a) and could thus easily access marine habitat within a few hours. Thus, we assumed that captured foxes all had access to seals reproducing on the nearby landfast ice (Gagnon & Berteaux 2009).

5.4.2 Causes of individual variation in resource use

Individual variation in resource use was clearly linked to breeding status, spatial distribution (regarding the goose colony), and sex of foxes. Non-breeders foraged more on marine resources than breeders in spring, but not later in summer when all individuals used almost exclusively terrestrial resources, no matter their breeding status. The exact mechanism through which resource partitioning occurred between breeders and non-breeders in spring is still unknown, but intra-specific competition and territoriality could partly explain it. In their study on grey wolves, Darimont *et al.* (2009) suggested that greater inter-individual variation was due to increased intra-specific competition. In Iceland, coastal populations of arctic foxes had higher inter-individual variation in isotopic ratios than their inland counterpart (Angerbjörn *et al.* 1994). It was suggested that it was a consequence of territoriality and differential access to marine resources, territories situated near the shoreline providing better access to these resources. Our study area did not feature a large enough shoreline-inland gradient to test this hypothesis. The pattern we observed might be explained by a greater mobility of non-breeding individuals in addition to their exclusion from the inland areas by breeding and territorial individuals early in the season. Further testing of this hypothesis will require tracking of individuals before sampling tissues for isotopic analysis. The observed spatial trend in $\delta^{15}\text{N}$ was due to the goose colony, a dense patch of resources covering *ca.* 9% of the study area. Individuals situated far from it had lower $\delta^{15}\text{N}$ because they consumed more lemmings, a prey with lower nitrogen ratios. This spatial trend has also been found in the diet of cubs and shows how allochthonous resources from southern ecosystem are diffused through the arctic tundra ecosystems (Giroux 2007). Our sample size was too small to test how this spatial trend interacted with the seasonal trend discussed above.

Here, we detected inter-sex difference in $\delta^{15}\text{N}$ only for breeding individuals. In controlled conditions, adult male and female arctic foxes have similar isotopic ratios when fed on the same diet (Lecomte *et al.* 2011). We could not reject the prediction that breeding males tended to forage more on marine resources than breeding females, but the small inter-sex difference, associated to the generally low $\delta^{15}\text{N}$ values of breeders, suggests alternative explanations. The observed difference could indeed be due to different metabolic processes, particularly lactation. Few studies have addressed the question of isotopic ratios during lactation in wild mammals (but see Polischuk *et al.* 2001; Habran *et al.* 2010), but lactation can induce lower nitrogen isotopic ratios (Kurlle 2002). Our sample size was too small to address this question thoroughly, but these results call for more research in order to elucidate the role of lactation, and more generally of physiological stress, on isotopic ratios in wild mammals.

Because our interpretation was based on sometimes small differences in individual isotopic ratios, it is important to consider what difference can be biologically meaningful. As pointed out by Urton and Hobson (2005), proper interpretation of differences in isotopic ratios should account for basal inter-individual variation between individuals fed on an isotopically homogenous diet. Data from a concurrent study on farmed arctic foxes (Lecomte *et al.* 2011), reported standard deviations of $\pm 0.2\text{‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\pm 0.4\text{‰}$ for $\delta^{15}\text{N}$ for blood cells signatures of 17 foxes fed on the same diet. Both values are well below the inter-individual differences observed here. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ was large, hence likely not entirely due to other factors, e.g., nutritional stress or age. Finally, there is no evidence that age or experience can affect foraging capacity and body condition of arctic foxes (Pond *et al.* 1995), so even if we could not determine the age of individual foxes sampled, resource use and $\delta^{15}\text{N}$ values should not be affected by this variable.

5.4.3 Cycling lemmings and population trophic niche

There was no effect of inter-annual variation in lemming abundance on the $\delta^{15}\text{N}$ of individual arctic foxes. This result is surprising, knowing the numerous studies showing the strong influence of fluctuations of abundance in rodents on arctic predators (Angerbjörn *et al.* 1999; Gilg *et al.* 2003; Ims & Fuglei 2005; Post *et al.* 2009), especially on Bylot Island (Bêty *et al.* 2002). One could argue that our index was too coarse to precisely detect trends in the actual abundance of lemmings. However, this relatively simple estimate explained very well the breeding output of snowy owls (*Bubo scandiacus*) and predation pressure on foxes' alternative prey such as geese (Bêty *et al.* 2001; Morrissette *et al.* 2010). Another explanation for our results is that lemming cycles have an indirect effect on the use of marine resources at the population level, mediated by a direct effect on the proportion of breeding foxes. There was indeed a positive relationship between our annual index of lemming abundance and the estimated proportion of foxes breeding each year. Therefore, during years of high lemming abundance, non-breeders are much less numerous but they still feed on marine resources: their own $\delta^{15}\text{N}$ would be consequently high, independently from the lemming abundance. However, lemmings would have an indirect effect at the population level on the absolute quantity of marine resources entering in the terrestrial system via the non-breeding foxes.

5.4.4 Potential impacts of allochthonous inputs on the arctic tundra's food web

Connections between marine and terrestrial food chains can have far-reaching implications, such as circulation of pollutants between food webs (Dehn *et al.* 2006), or changes in terrestrial plant communities (Croll *et al.* 2005). Many terrestrial carnivores connect both the terrestrial and marine food webs but. They usually capture prey entering or coming very close to their terrestrial habitat such as nesting marine birds, spawning salmon, or invertebrates along littoral areas (Ben-David *et al.* 1997; Polis *et al.* 1997; Stapp & Polis 2003). The arctic fox is one of the rare carnivores to dwell both in terrestrial and marine habitats for extended periods. It is not yet possible to demonstrate that input of marine resources qualifies as allochthonous subsidization (*sensu* Polis & Hurd 1996) of arctic foxes, as we do not know if it increases their productivity. This aspect is important because allochthonous inputs can affect both the subsidized trophic level and the other levels of a given food web (Polis *et al.*

1997; Leroux & Loreau 2008). Generalist predators can switch to alternative prey and allochthonous subsidies when their main food source rarefies, which can lead to long-term stabilization of their population (Szepanski *et al.* 1999). Doing so, they can further the impact of allochthonous subsidies in the ecosystem by increasing the predation pressure on their prey leading to a top-down control of herbivores (Leroux & Loreau 2008).

On Bylot Island, there is evidence of a top-down control of lemming populations by their predators and allochthonous subsidies from marine or southern terrestrial ecosystems likely strengthen this effect (Gauthier *et al.* 2004). Other lemming predators, such as snowy owls (*Bubo scandiacus*), have recently been shown to feed extensively in marine habitats in winter (Therrien *et al.* 2011), which could also, for the same reasons as with arctic foxes, later amplify their impact on lemming populations. Investigating the causes of individual variation in use of allochthonous resources by arctic terrestrial predators is a step towards a better quantification of these inputs into the arctic tundra food web. Strong reliance by arctic terrestrial predators upon the marine ecosystem, and in particular sea ice, could hinder their capacity to face the impacts of climate change.

Acknowledgements

We thank (alphabetical order): MC Cadieux, C Cameron, D Duchesne, G Gauthier, M-A Giroux, C Juillet, L McKinnon, G Szor, J-F Therrien, and all our courageous and dedicated field assistants from 2003 to 2008 for help with fieldwork, sample collection or lab analysis. We greatly appreciated the help from D Ehrich, S Hamel, N Lecomte, and NG Yoccoz, regarding data analysis and from the staff of the Stable Isotopes in Nature Laboratory (Sinlab, New-Brunswick) for their guidance regarding sample preparation for SIA. Earlier versions of the manuscript benefited from the comments of E Soininen and P Tedesco. We are indebted to the Parks Canada Agency and to the Mittimatalik Hunters and Trappers Organization for allowing us to work in Sirmilik National Park of Canada. This study was supported by (alphabetical order): Canada Foundation for Innovation, Canada Research Chairs, Environment Canada, Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies, Indian and Northern Affairs Canada, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet, Nunavut Wildlife Management Board, Parks Canada, Polar Continental Shelf Program, Université du Québec à Rimouski (UQAR), and Université Laval. Capture techniques and immobilization procedures were approved by the UQAR Animal Care Committee (permit # CPA32-08-62) and field research was also approved by the Joint Park Management Committee of Sirmilik National Park of Canada (permit # SNP-2007-1070 amended on 8 May 2008). This study was partly funded by an NSERC Northern Research Internship to Arnaud Tarroux (2008). This is PCSP contribution # -----.

Chapitre VI

Conclusion générale

6.1 Contexte, originalité de l'étude et rappel des objectifs

6.1.1 Contexte

La dynamique trophique des écosystèmes arctiques pourrait être profondément affectée par les changements climatiques, mais il reste difficile de prévoir dans quelle mesure et par quels mécanismes elle le sera (Post *et al.* 2009). Les prédateurs sont un élément clef des réseaux trophiques arctiques, car ils peuvent avoir une influence considérable sur les populations de proies qu'ils exploitent, en favorisant, à travers leur réponse fonctionnelle, des variations cycliques de grande amplitude chez ces proies (Gilg *et al.* 2003; Krebs *et al.* 2003). Par ailleurs, leur introduction ou leur extirpation soudaines de ces milieux peuvent parfois conduire à des changements radicaux dans l'abondance et la composition des communautés végétales, à travers des cascades trophiques (Hambäck *et al.* 2004; Croll *et al.* 2005). Mais tout en influençant les niveaux trophiques inférieurs, ils sont aussi fortement influencés par ceux-ci, et présentent des réponses numériques fortes aux fluctuations d'abondance de leurs proies (Oksanen *et al.* 2001; Wilson & Bromley 2001; Moss 2006). Ainsi, selon certains modèles théoriques (hypothèse de l'exploitation des écosystèmes; Oksanen *et al.* 1981; Oksanen & Oksanen 2000) les niveaux trophiques de prédateurs ne devraient pas parvenir à se maintenir dans les écosystèmes à faible productivité primaire et secondaire, à moins d'utiliser des ressources allochtones (Polis & Hurd 1996). Cette recherche de doctorat avait pour but de compléter les connaissances sur les phénomènes d'utilisation des ressources autochtones et allochtones par les prédateurs arctiques, en utilisant comme modèle d'étude le renard polaire (Audet *et al.* 2002).

6.1.2 Originalité de l'étude

Nous avons basé notre étude sur un système prédateur-proies où les ressources subissent naturellement des variations d'abondance de forte amplitude, à la fois au niveau spatial et temporel (Gauthier *et al.* 2004). Nous nous sommes intéressé principalement aux patrons individuels de mouvements en liens avec l'utilisation des ressources au cours de cycles annuels complets, afin de mieux comprendre comment cette espèce peut se maintenir dans les régions du Haut-Arctique. L'accent a été mis sur la détermination des causes de variation à l'échelle des individus afin d'expliquer l'hétérogénéité observée à l'échelle d'une sous-population. Peu d'études à ce jour ont été effectuées avec un suivi d'une telle régularité et sur plusieurs années consécutives sur des carnivores terrestres en Arctique. Il s'agit aussi de la première étude présentant des résultats de suivi satellite au long de cycles annuels complets et, de plus, chez des renards polaires adultes. L'utilisation de méthodes d'analyses intégratives, comme l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote, nous a permis d'étudier les variations interindividuelles dans l'utilisation des ressources à un degré inégalé jusqu'à présent pour cette espèce (voir tout de même Angerbjörn *et al.* 1994; Roth 2002; Samelius *et al.* 2007)

Le renard polaire est un animal relativement facile à observer, actif toute l'année et qui a longtemps eu une grande importance économique grâce à la vente des fourrures : c'est probablement pour ces raisons que, depuis presque un siècle, beaucoup d'études ont porté sur sa biologie, son écologie générale, mais surtout la dynamique de ses populations (par exemple, Pocock 1912; Chitty & Elton 1937; Sdobnikov 1940; Chesemore 1967; Macpherson 1969; Hammill 1983; Stickney 1989). Pourtant, certains aspects restent encore très peu étudiés (Audet *et al.* 2002). D'une part les mouvements individuels sont très peu connus, particulièrement en dehors de la période d'élevage des jeunes (soit durant les deux tiers de l'année), et les études publiées à ce jour rapportent parfois des résultats divergents (Frafjord & Prestrud 1992; Anthony 1997; Landa *et al.* 1998; Pamperin *et al.* 2008). D'autre part, même si le régime alimentaire à l'échelle des populations a été très souvent décrit (Frafjord 1993; Hersteinsson & Macdonald 1996; Elmhagen *et al.* 2000; Samelius & Alisauskas 2000; Roth 2002; Eide *et al.* 2005), les variations individuelles dans l'utilisation des ressources sont elles aussi très peu documentées (voir tout de même Angerbjörn *et al.*

1994). Les mouvements des prédateurs et leur utilisation de ressources allochtones sont liés : c'est par ces déplacements vers des habitats différents qu'ils peuvent en effet avoir accès à ces autres types de ressources (Huxel *et al.* 2002; Matich *et al.* 2010).

6.1.3 Rappel des objectifs

L'objectif général de cette recherche de doctorat était donc de comprendre comment un des carnivores terrestres les plus répandus dans l'Arctique peut agir comme lien trophique entre trois écosystèmes en utilisant des ressources provenant des milieux autochtones (terrestre arctique) et allochtones (terrestre tempéré et marin arctique). Pour atteindre cet objectif, nous avons travaillé avec une population sauvage suivie intensivement depuis 2003 sur l'île Bylot (73°N, 80°O), dans le Parc National de Sirmilik, Nunavut (Chapitre I, Fig. 1.4). Notre aire d'étude est caractérisée par (i) l'existence de populations cycliques de rongeurs (genres *Lemmus* et *Dicrostonyx*), (ii) la présence d'une colonie de grandes oies des neiges très localisée et formée de plusieurs dizaines de milliers de couples nicheurs (Reed *et al.* 2002)(Chapitre I, Fig. 1.4) et (iii) par la proximité du milieu marin. Cette situation permet de tester des hypothèses dans un contexte pseudo-expérimental (*sensu* Kerr *et al.* 2007) en utilisant les variations naturelles de l'abondance des ressources au niveau spatial (colonie d'oies) et temporel (cycles de lemmings). Notre objectif général était subdivisé en deux thèmes : (i) étude de la capacité de mouvement et des facteurs influençant ces mouvements à deux échelles temporelles, c'est-à-dire saisonnière et interannuelle, en mettant l'emphasis sur les mouvements hivernaux associés à la quête alimentaire et (ii) étude des variations individuelles dans l'utilisation des ressources autochtones et allochtones. Les objectifs spécifiques étaient les suivants :

Objectif 1 – Déterminer la capacité de mouvement sur de longues distances

Le premier objectif était de déterminer les capacités de mouvement et d'utilisation de la banquise par le renard polaire au cours d'un cycle annuel complet, afin d'évaluer son potentiel d'utilisation des ressources marines qui s'y trouvent. Nous avons montré l'existence de déplacements sur de grandes distances (plusieurs milliers de kilomètres; Chapitre II, Fig. 2.1) et à des vitesses dépassant ce qui avait été mesuré jusqu'ici (90 km/jour). Nous discutons

les conséquences que ces mouvements peuvent avoir sur les populations de renards polaires (par exemple concernant les flux géniques), mais aussi sur les interactions trophiques dans la tundra (principalement le contrôle des populations de lemmings).

Objectif 2 – Déterminer l'effet des ressources sur les patrons saisonniers et annuels d'utilisation de l'espace

Le second objectif visait à quantifier et comparer les patrons individuels d'utilisation de l'espace en été (lorsque la banquise est absente) et en hiver (lorsque la banquise est présente). Cet objectif devait aussi nous permettre de mieux comprendre comment cette espèce très mobile utilise la banquise à des fins de quête alimentaire durant la période hivernale où l'abondance des ressources peut fortement diminuer dans leur domaine vital.

Objectif 3 – Identifier les facteurs expliquant les variations interindividuelles d'utilisation des ressources allochtones

Le troisième objectif visait à mesurer la variation du régime alimentaire et de la niche trophique à deux échelles, populationnelle et individuelle, afin d'identifier les facteurs qui influencent l'utilisation des ressources autochtones et allochtones (d'origines tempérée et marine) par les individus. Cet objectif permettait de faire un lien avec les deux objectifs précédents en démontrant l'importance des ressources marines et donc des déplacements sur la banquise. De plus, il devait permettre de mettre en évidence l'impact des fluctuations des ressources autochtones sur l'intensité de l'utilisation des autres types de ressources par le renard polaire.

6.2 Principaux résultats

6.2.1 Capacité de mouvement et fréquence des déplacements extrêmes

Le premier objectif était de déterminer les capacités de mouvements et d'utilisation de la banquise par le renard polaire au cours d'un cycle annuel complet, afin d'évaluer son potentiel d'utilisation des ressources marines qui s'y trouvent. En parvenant, pour la première fois chez un carnivore terrestre arctique, à suivre des individus de façon continue pendant douze mois, nous avons pu quantifier la capacité de déplacement de cette espèce durant les périodes où la banquise est présente. La vitesse maximum observée de 90 km/jour est une fois et demie supérieure au maximum qui avait été mesuré jusqu'alors (Pamperin *et al.* 2008). D'autre part, la distance couverte en 5 mois par un des individus suivis était d'environ 4,600 km, en présumant que les déplacements entre deux localisations successives étaient rectilignes. La distance réelle est donc probablement supérieure, et cela montre qu'en théorie un renard polaire situé sur l'île Bylot pourrait traverser l'Arctique pour aller rejoindre la Sibérie, à la condition qu'il trouve suffisamment de ressources sur son chemin. Une grande partie des déplacements observés ont eu lieu sur la banquise, confirmant ainsi l'importance de cet habitat pour les déplacements des individus (Fuglei & Ims 2008; Pamperin *et al.* 2008).

Ces résultats pourraient paraître anecdotiques, puisque deux individus seulement sur les douze suivis durant la même année (2008-2009) ont entrepris des mouvements de grande envergure. Cependant, si cette proportion est représentative de la proportion d'individus de chaque population ou sous-population de même taille dans l'Arctique, elle suffit pour expliquer l'absence de différenciation génétique claire qui a été observée entre les populations à l'échelle circumpolaire (Dalén *et al.* 2005). D'ailleurs, la distance génétique entre les populations de renards polaires est expliquée principalement par la présence ou non de banquise entre leurs localisations géographiques (Geffen *et al.* 2007) : ce sont donc les obstacles physiques, plutôt que l'éloignement en tant que tel, qui pourraient réellement isoler des populations.

Une question intéressante, mais qui reste en suspens, est celle de la cause directe de ce type de mouvements extrêmes. Tel que mentionné au chapitre II, la femelle (individu F7, Annexe 3.1) qui n'est pas revenue sur Bylot en 2009 avait pourtant, en 2008, l'une des tanières les plus propices à la reproduction de toute la zone de recherche grâce à sa situation proche la colonie et à la qualité de l'habitat environnant pour les lemmings (Szor *et al.* 2008). Étant donné qu'elle n'a probablement pas réussi à élever de portée à l'été 2009, puisqu'elle n'a pas vraiment établi de domaine vital stable durant cette période, le fait d'avoir abandonné sa tanière sur Bylot ne peut pas avoir été bénéfique à court terme pour son succès reproducteur. Cela indiquerait plutôt que ce déplacement n'était peut-être pas délibéré mais aléatoire, puis que cette femelle se serait retrouvée bloquée sur une autre île à la fonte annuelle de la banquise à l'été 2009. Cela ne changerait rien aux conséquences potentielles de ce type de mouvements (notamment au niveau des flux géniques entre les populations éloignées), mais cela pourrait par contre la réduire leur portée à l'échelle de l'écosystème, puisqu'ils ne seraient pas la conséquence de choix individuels face à certains facteurs environnementaux, comme l'abondance des ressources, mais plutôt d'événements imprévisibles et rares.

Quoi qu'il en soit, ces résultats indiquent que le renard polaire peut aisément prélever des ressources allochtones marines durant la période hivernale ou printanière (Roth 2002), soit en suivant des ours polaires, soit en chassant directement des jeunes phoques dans leurs refuges sous-niveaux (Smith 1976). Cette utilisation de ressources marines en hiver était déjà connue, mais notre étude démontre que même des individus situés loin à l'intérieur des terres pourraient théoriquement y avoir accès. D'autre part, l'espèce pourrait aussi, à travers les mouvements individuels, avoir un effet sur les ressources autochtones (lemmings) sur de vastes surfaces (Krebs *et al.* 2002). Tester cette hypothèse reste cependant difficile, car même après avoir estimé l'échelle spatiale à laquelle cette synchronisation pourrait avoir lieu, il paraît presque impossible de mesurer l'abondance des deux espèces de lemming sur une surface aussi vaste et de façon synchrone.

Le renard polaire n'est donc pas limité par sa capacité de déplacement pour aller rechercher des ressources dans le milieu marin environnant en hiver (banquise). Ainsi, le choix d'entreprendre ou non des déplacements à plus ou moins grande distance doit être

motivé par des facteurs environnementaux ou des caractéristiques individuelles, mais pas par l'incapacité à se déplacer loin du domaine vital estival. Le fait que la majorité des individus restent dans une région relativement proche de leur domaine estival, c'est-à-dire dans les 150 km alentour, soulève la question suivante : existe-t-il des variations interindividuelles dans les patrons d'utilisation de l'espace à cette échelle régionale et si oui quels sont les principaux facteurs pouvant les expliquer ?

6.2.2 Variation spatio-temporelle d'abondance des ressources et patrons annuels d'utilisation de l'espace

Le second objectif était de répondre à la dernière question soulevée par les résultats du second chapitre, en quantifiant et comparant les patrons individuels d'utilisation de l'espace en été (lorsque la banquise est absente) et en hiver (lorsque la banquise est présente). Le but était de mieux comprendre l'influence que les variations spatio-temporelles d'abondance des ressources, mais aussi les caractéristiques individuelles, peuvent avoir sur les patrons d'utilisation de l'espace, sachant que les capacités de mouvement chez le renard polaire sont très grandes.

Les fluctuations spatio-temporelles d'abondance des ressources ont un effet sur la taille des domaines vitaux estivaux

De nombreuses études se sont intéressées aux facteurs déterminant les patrons d'utilisation de l'espace chez les carnivores terrestres (Young & Shivik 2006) notamment en lien avec la distribution des ressources ou les caractéristiques individuelles comme le sexe ou l'âge (Macdonald 1983; Lucherini & Lovari 1996; Johnson *et al.* 2002). Les animaux tendent à augmenter la taille de leur territoire dans les zones où les ressources sont moins abondantes et distribuées de façon éparse (Johnson *et al.* 2002). Ici nous avons considéré l'influence des variations spatiales d'abondance de ressources allochtones (colonie dense de grande oie des neiges) combinée aux variations temporelles d'abondance de ressources autochtones (populations cycliques de lemmings), sur la taille des domaines vitaux. Les variations importantes observées pour la taille des domaines vitaux confirment la grande souplesse comportementale de cette espèce : non seulement les domaines vitaux varient entre individus, mais ils changent aussi dans le temps chez les mêmes individus. Si les domaines vitaux

peuvent parfois être interprétés comme une image « statique » des patrons d'utilisation de l'espace d'une espèce donnée (Young & Shivik 2006), la présente étude met en évidence leur caractère dynamique dans l'espace et dans le temps. La présence de la colonie d'oies des neiges entraîne une structuration spatiale importante des domaines vitaux des renards à l'échelle de la zone d'étude, en atténuant localement l'effet des variations temporelles de ressources autochtones (lemmings). Les cycles de lemmings ont donc une influence d'autant plus importante que les ressources alternatives sont peu abondantes.

Les variations de taille des domaines vitaux estivaux sont bien expliquées par le modèle de stratégies d'utilisation de l'espace de von Schantz

Les variations de taille du domaine vital que nous avons observées correspondent à la tactique souple du modèle de von Schantz (1984b), et cela concorde donc bien avec nos prédictions. Celles-ci se basaient sur d'autres caractéristiques de la sous-population étudiée : les variations annuelles du nombre d'individus reproducteurs et du nombre de jeunes produits, ainsi que la taille des unités sociales de bases (dans notre cas des couples reproducteurs). Le modèle de von Schantz semble bien expliquer les patrons observés à Bylot, non seulement en termes d'organisation spatiale, mais aussi biologique et sociale, puisque nous n'avons jamais observé d'unités sociales comportant plus de deux individus. De plus, la tactique d'organisation spatiale adoptée est théoriquement, toujours selon le même modèle, corrélée à des caractéristiques précises au niveau de la dynamique des populations : à la tactique souple correspondent des taux de reproduction qui varient parallèlement aux ressources (von Schantz 1984b). Dans notre aire d'étude, la proportion de renards reproducteurs était en effet positivement corrélée à l'indice d'abondance de lemmings, et donc variait en fonction de ses fluctuations (Fig. 5.4).

Le renard polaire est le carnivore dont la taille de portée est la plus grande (jusqu'à 19 renardeaux), mais probablement aussi l'une des plus variables (Tannerfeldt & Angerbjörn 1998; Audet *et al.* 2002). L'espèce adopte différentes stratégies de reproduction suivant l'amplitude des variations temporelles dans l'abondance des ressources, elles-mêmes variant d'une région géographique à l'autre (Angerbjörn *et al.* 2004). Lorsque l'abondance des ressources est stable dans le temps, comme en Islande, les tailles de portées sont

généralement plus faibles et peu variables. Lorsque les ressources varient dans le temps, comme c'est le cas avec les populations cycliques de rongeurs en Suède, alors les tailles de portées tendent à être plus grandes, mais aussi plus variables (Tannerfeldt & Angerbjörn 1998). Il a été proposé, bien que cela n'ait pas été effectivement testé à notre connaissance, que ces différences puissent avoir une base génétique (Angerbjörn *et al.* 2004). Cela signifie que différentes populations seraient maintenant adaptées aux différents degrés de variations d'abondance des ressources. On pourrait alors effectivement parler de stratégies reproductives différentes, et non pas simplement de tactiques (Austad & Howard 1984). Lors d'une étude menée en Suède (Angerbjörn *et al.* 1991) des renards polaires reproducteurs ont reçu, sur un nombre limité de tanières, des suppléments de nourriture pendant un hiver : le printemps suivant, le nombre de jeunes sevrés était plus important sur ces tanières. L'effet de l'ajout de nourriture sur la taille de portée à la naissance n'était pas statistiquement significatif, mais allait dans le même sens, c'est-à-dire qu'elle tendait à augmenter. Une expérience intéressante permettrait de tester l'hypothèse que, d'une part, les différentes populations de renards ont effectivement adopté des stratégies de reproduction différentes et que, d'autre part, les corollaires du modèle de stratégies d'utilisation de l'espace de von Schantz (1984b) au sujet des variations des taux de reproduction sont vrais. Il s'agirait de répéter une expérience d'ajout de nourriture dans une région où l'abondance des ressources est généralement stable et moyenne, comme en Islande. La comparaison simultanée de la taille des portées et des domaines vitaux d'individus ayant accès à différents niveaux de ressources permettrait ainsi de tester ces deux hypothèses.

Notre taille d'échantillonnage était insuffisante pour pouvoir aborder la question de la territorialité. Cependant, il y a probablement un effet important des variations spatiales et temporelles d'abondance des ressources sur l'intensité de la territorialité, tel que prédit par l'hypothèse de la distribution des ressources (Macdonald 1983; Johnson *et al.* 2002). L'aire d'étude sur l'île Bylot constitue un endroit idéal pour tester des prédictions dans le contexte de l'hypothèse de la distribution des ressources, grâce à la densité relativement élevée de renards, associée aux variations naturelles d'abondance et de distribution des ressources. Cependant, quantifier le degré de territorialité reste complexe à une telle résolution

spatiotemporelle, en particulier chez des espèces difficiles à observer sur l'ensemble de leur domaine vital (Maher & Lott 1995).

Les patrons de mouvements varient dans le temps et entre les individus

Peu d'études ont pu suivre des renards polaires, ou d'autres carnivores terrestres arctiques, durant des cycles annuels complets. Des suivis à l'aide de colliers émetteurs VHF (*Very High Frequency*) ont eu lieu à Svalbard (Frafjord & Prestrud 1992) et en Alaska (Anthony 1997): mais ces suivis ne permettaient pas de localiser les animaux une fois qu'ils étaient sortis de la zone d'étude, ou bien de façon très irrégulière, une ou deux fois par mois (Anthony 1997). Il est donc peu étonnant que des mouvements sur de grandes distances aient pu être manqués. L'étude de Frafjord et Prestrud (1992) indique cependant que quelques individus, mais pas tous, avaient quitté la zone de recherche durant les mois d'hiver, sans pouvoir indiquer précisément où ils étaient partis. Au vu des résultats de notre propre étude, il semble donc essentiel d'améliorer la fréquence et la régularité des suivis individuels, ce que l'on pourrait définir comme la résolution temporelle du suivi par satellite : des tentatives de localisations trop irrégulières, par suivi VHF ou satellite, peuvent facilement manquer des courtes périodes de mouvements à l'extérieur du domaine vital estival. Ceci pourrait expliquer pourquoi certaines études ont conclu que les renards polaires restaient généralement dans leur domaine vital en hiver (Eberhardt *et al.* 1983; Anthony 1997; Landa *et al.* 1998) alors que d'autres observaient des mouvements importants à l'extérieur de ce domaine (Wrigley & Hatch 1976).

Nous avons montré que les mouvements des renards polaires, et notamment leurs déplacements à l'extérieur du domaine vital estival, varient en fonction des saisons sur l'île Bylot. Ces mouvements sont plus importants durant la période de présence de la banquise, habitat que tous les individus que nous avons suivis en hiver ont utilisé à un moment ou à un autre, même sur de très courtes périodes. D'autre part, nous avons observé de grandes variations interindividuelles, avec certains individus restant toute l'année dans leur domaine vital estival et d'autres le quittant plusieurs mois consécutifs, pour n'y revenir qu'au printemps suivant. Finalement, il y avait aussi de la variation intra-individuelle, puisque l'amplitude des mouvements de certains individus variait d'une année à la suivante. Tout ceci confirme la grande souplesse comportementale de cette espèce et traduit une forte capacité

d'adaptation à des environnements changeants (Angerbjörn *et al.* 2004), ce qui est d'ailleurs caractéristique des comportements de déplacements à grande échelle d'autres espèces vivant en Arctique, mais en milieu marin, comme le phoque annelé (Freitas *et al.* 2008). La suite de notre recherche visait à expliquer ces variations à l'aide des facteurs environnementaux, en particulier ceux reliés à l'abondance de nourriture, et des caractéristiques individuelles telles que le sexe.

L'abondance des ressources en été et en hiver influence les mouvements hivernaux

Nous venons de montrer que les renards polaires ont une capacité de mouvement très élevée et que l'abondance des ressources a une influence sur les patrons d'utilisation de l'espace durant la période de reproduction. Nous pouvions donc nous attendre à ce que l'abondance des ressources soit aussi l'un des facteurs principaux expliquant les variations temporelles dans les mouvements au cours du cycle annuel, avec des mouvements sur de plus grandes distances durant les périodes où les ressources se raréfient. Puisque nous n'avions pas de données sur la répartition et l'abondance des ressources potentielles sur la banquise et, plus généralement, à l'extérieur de la zone d'étude, nos résultats reposent sur la prémisse que ces déplacements étaient effectivement dus à un comportement de quête alimentaire. Cependant, les mouvements des renards, une fois sortis de leur domaine vital estival en hiver, semblent bien s'expliquer par un modèle de Lévy. Ce modèle correspond théoriquement à une tactique optimale de recherche de ressources, lorsque celles-ci sont réparties de façon aléatoire et sont très dispersées, avec donc de grandes étendues qui en sont totalement dépourvues (Viswanathan *et al.* 2000; Viswanathan *et al.* 2001). Bien que cela ne constitue pas une preuve absolue, il s'agit tout de même du meilleur indice à notre disposition justifiant la validité de notre prémisse.

Les caractéristiques des mouvements hivernaux des renards situés sur l'île Bylot sont corrélées à l'abondance des ressources disponibles dans le domaine estival. Plus il y a de ressources et moins les mouvements à l'extérieur du domaine vital se font sur de grandes distances. L'abondance, au sein d'un domaine vital estival, des ressources qui seront disponibles durant la période hivernale est liée à deux éléments : la distance séparant le domaine vital de la colonie d'oies des neiges et la phase du cycle d'abondance des lemmings.

Lorsque l'abondance des lemmings est forte, les mouvements hivernaux tendent à diminuer et à se restreindre aux environs des domaines vitaux estivaux, quelle que soit leur situation par rapport à la colonie. Par contre, lorsque l'abondance des lemmings diminue, les renards dont le domaine vital estival est loin de la colonie tendent à entreprendre de plus longs voyages à l'extérieur, relativement à ceux dont le domaine vital est proche de la colonie. Ce patron est semblable à celui observé avec les tailles des domaines vitaux estivaux, avec une différence notable : l'effet des ressources allochtones provenant de la colonie d'oies se poursuit tout au long de l'année. Ces ressources n'ont donc pas simplement une influence immédiate, en été, sur les patrons d'utilisation de l'espace par le renard polaire, mais influencent aussi la recherche de nourriture à l'extérieur du domaine vital en hiver.

Une explication plausible de ces résultats pourrait être liée, au moins en partie, à la faculté du renard polaire de cacher des quantités importantes de nourriture afin de pouvoir les réutiliser ultérieurement (Audet *et al.* 2002). Bien que tous les types de proies puissent être cachés, il semble y avoir chez ce prédateur une nette préférence pour les œufs d'oiseaux coloniaux, par exemple des petits pingouins ou des oies (Samelius & Alisauskas 2000; Careau *et al.* 2007). Cette nourriture peut être cachée de façon éparse ou bien rassemblée dans des terriers directement sur les sites des tanières (Samelius & Alisauskas 2000), ce qui permettrait alors de les récupérer plus facilement durant l'hiver. Sur l'île Bylot, la majorité des éléments cachés sont des œufs d'oies, et ceux-ci sont dispersés dans des caches individuelles, lesquelles sont d'ailleurs régulièrement déplacées pour éviter leur pillage (Careau *et al.* 2007). Nous n'avons jamais observé de caches importantes dans les terriers de renards de notre aire d'étude, mais des œufs intacts étaient régulièrement retrouvés dans les entrées des terriers, alors que des autres proies (oisons, lemmings, *etc.*) nous ne retrouvions généralement que les restes (A. Tarroux, observations personnelles). Il semble donc très plausible que les œufs de grande oie des neiges puissent être conservés sur de longues périodes et réutilisés même au milieu de l'hiver. Dans d'autres régions, il a été montré qu'ils étaient utilisés l'année suivante au printemps, avant l'arrivée des oies nicheuses (Samelius *et al.* 2007).

Cependant, il est possible que l'importance de la nourriture cachée durant la période hivernale soit surestimée (Roth 2002). Certaines régions en effet ont connu une augmentation exponentielle du nombre d'oies nicheuses durant les dernières décennies, mais cela n'a pas entraîné de réponse numérique chez les populations de renards polaires concernées et ceci semble donc infirmer le fait que la nourriture cachée puisse seule suffire à assurer la survie des renards en hiver (Roth 2002). Il est en effet impossible pour l'instant de démontrer avec certitude que, dans notre aire d'étude, les œufs sont utilisés durant tout l'hiver comme source principale de nourriture dans la zone de la colonie d'oie. Pourtant, s'il est vrai que cette ressource seule ne pourrait probablement pas suffire à maintenir en vie toute une population de renards dans une certaine région, il reste possible que cela constitue un complément important à d'autres ressources lorsque celles-ci ont une abondance faible mais non nulle. Ceci s'accorde d'ailleurs bien avec le fait que tous les individus que nous avons suivis sont allés sur la banquise à un moment ou à un autre.

Autres causes potentielles des variations individuelles des mouvements hivernaux

L'abondance des ressources n'est pas le seul facteur qui semble influencer les mouvements hivernaux : nous avons montré que ces mouvements à l'extérieur du domaine vital variaient aussi beaucoup en fonction de la saison. Si l'on exclut les deux individus qui ont entrepris des mouvements exceptionnels, les déplacements les plus grands avaient lieu en général entre début novembre et fin mars. Ensuite, entre début avril et début juin, les déplacements semblaient se restreindre aux environs des domaines vitaux estivaux. Ces variations saisonnières pourraient s'expliquer par la phénologie de la reproduction chez le renard polaire. Bien que celle-ci ne soit pas exactement connue pour l'aire d'étude, la période de reproduction correspond normalement aux mois de mars et avril (Frafjord 1993b, in Audet *et al.* 2002). Nos observations concordent donc avec l'hypothèse que les renards revenaient dans la région de leur domaine vital pour se reproduire. Cela semble *a priori* contradictoire avec l'hypothèse que nous avons proposée plus haut concernant l'utilité des mouvements sur de grandes distances pour les échanges géniques entre les populations ou les sous-populations. Afin de pouvoir aborder cette question, il serait nécessaire de mieux connaître le comportement et la phénologie de la reproduction chez cette espèce, et en particulier dans la région d'étude. D'autre part, notre taille d'échantillonnage limitée ne nous permet pas

d'écarter d'autres explications. Beaucoup d'individus suivis sont morts ou bien leurs colliers ont cessé de fonctionner durant l'hiver, avant le mois de mars (Annexe 3.1). Il n'est donc pas exclu que des mouvements plus éloignés aient pu se produire durant cette période, mais que nous ne les ayons pas observés faute d'individus suivis.

Bien que le sexe des individus ne soit pas ressorti dans les modèles comme un facteur significatif, nos données indiquent une tendance chez les femelles à se déplacer plus loin de leur domaine vital en hiver. Cet aspect mériterait d'être étudié plus avant, en augmentant suffisamment la taille d'échantillonnage afin de pouvoir comparer statistiquement les comportements des mâles et des femelles. Ces différences, si elles étaient confirmées, pourraient en effet apporter beaucoup d'information au sujet du lien entre les mouvements et les comportements reproducteurs durant cette période.

6.2.3 Sensibilité d'un modèle Bayésien de mélange isotopique

Avant de répondre troisième objectif, nous avons présenté une méthode d'analyse portant sur un aspect technique de l'outil principal utilisé pour atteindre cet objectif, c'est-à-dire un modèle Bayésien de mélange isotopique (*SIAR: Stable Isotope Analysis in R; Parnell et al. 2008; Parnell et al. 2010*). Cette approche a été développée en détail dans le chapitre IV.

Analyses de sensibilité d'un modèle Bayésien de mélange isotopique

Cette étape méthodologique nous a permis de proposer une nouvelle approche de simulation, transposable à d'autres systèmes d'études. La présence de lipides dans les échantillons soumis aux analyses isotopiques a été identifiée comme un problème important pouvant potentiellement biaiser les résultats et donc notre interprétation biologique des relations trophiques dans un écosystème donné (Ricca *et al.* 2007). Il n'y a cependant pas de consensus à ce jour concernant la façon de traiter les lipides, il n'est donc pas évident de choisir entre les conserver, les extraire chimiquement, ou encore corriger mathématiquement les rapports isotopiques à partir d'équations de normalisation (Kiljunen *et al.* 2006; Post *et al.* 2007; Logan *et al.* 2008; Bennett & Hobson 2009; Ehrich *et al.* 2010). Notre approche ne résout pas définitivement le problème que pose la présence de lipides dans les échantillons soumis aux

analyses isotopiques, mais elle permet d'évaluer les conséquences de l'extraction ou non de ces lipides sur l'interprétation du régime alimentaire reconstruit à partir de ces données. En utilisant trois systèmes trophiques naturels situés dans trois régions arctiques ou subarctiques, nous avons tout d'abord montré que l'extraction des lipides pouvait avoir des conséquences très variables, suivant la configuration du système trophique dans l'espace isotopique, sur les estimations calculées par le modèle de mélange (Parnell *et al.* 2008; Parnell *et al.* 2010). Par configuration du système nous entendons : sa complexité (nombre de proies incluses dans le modèle), la géométrie relative des proies/prédateurs dans l'espace isotopique (distance et positions relatives) et le quotient variabilité des rapports isotopiques/distance entre les proies. Suite au développement de cette méthode d'analyse de sensibilité, nous avons suggéré une approche générale en trois étapes. Cette approche devrait permettre de mieux comprendre les conséquences biologiques (c'est-à-dire sur les relations trophiques) des variations des rapports isotopiques de chacun des éléments d'un système trophique donné (proies et prédateurs). Cette méthode constitue un apport scientifique original dans ce domaine, car elle est applicable à la plupart des systèmes trophiques et son code, programmé dans un langage libre (R Development Core Team 2010), est facilement modifiable par quiconque souhaiterait l'adapter à des besoins particuliers.

6.2.4 Variation saisonnière de la niche trophique populationnelle et individuelle

Le troisième objectif était de mesurer la variation du régime alimentaire du renard polaire (niche trophique) à deux échelles, populationnelle et individuelle, afin d'identifier les facteurs qui peuvent influencer l'utilisation des ressources autochtones et allochtones (d'origines tempérées et marines) par les individus. Pour atteindre cet objectif, nous nous sommes intéressé à une période spécifique du cycle annuel du renard polaire, allant de la mise bas théorique (mi-avril) au moment où les jeunes commencent à être sevrés (mi-juillet). Nous avons montré, dans le chapitre V, qu'il existait chez les renards de l'île Bylot un important degré de variation interindividuelle d'utilisation des ressources, et que l'amplitude de cette variation changeait elle-même au cours du temps, étant minimum au milieu de l'été lorsque tous les individus se nourrissaient en milieu terrestre. De façon générale, la variation interindividuelle dans le comportement de quête alimentaire et dans l'utilisation des ressources peut permettre de réduire la compétition intraspécifique et donc de favoriser, à

long terme, le maintien des populations (Huxel & McCann 1998; Huxel *et al.* 2002; Estes *et al.* 2003; Bolnick *et al.* 2007). L'apport de ressources allochtones dans les écosystèmes terrestres, en particulier de ressources d'origines marines, est un fait connu et plusieurs fois démontré dans d'autres régions à l'aide de l'analyse isotopique du carbone et de l'azote (Ben-David *et al.* 1997; Szepanski *et al.* 1999; Darimont & Reimchen 2002; Semmens *et al.* 2009). Le système trophique présent sur Bylot est cependant particulier, puisque deux types de ressources allochtones y sont accessibles, soit d'origine terrestre tempérée (via les oies des neiges; Gauthier *et al.* 2004; Giroux 2007) soit d'origine marine (phoques annelés). Il s'agit donc d'un exemple plus complexe d'utilisation de multiples ressources allochtones : identifier les causes des variations individuelles dans l'utilisation de chacun de ces types de ressource par le renard polaire constitue une première étape vers une meilleure compréhension de la place que cette espèce prend dans le réseau trophique de la toundra arctique.

Le régime alimentaire d'un individu représente sa niche trophique réalisée, mais le lien entre la niche trophique et la niche isotopique n'est pas forcément direct et évident (Newsome *et al.* 2007). Ainsi, la niche isotopique dépend non seulement du nombre d'espèces de proies, mais aussi de la différence entre leurs rapports isotopiques (Flaherty & Ben-David 2010). Deux populations pourraient donc avoir la même niche trophique, mais des niches isotopiques différentes, ou l'inverse. Par exemple, dans un système où les proies ont toutes des signatures très semblables, la niche isotopique sera très réduite, alors que la niche trophique pourra être très étendue. Il est donc essentiel, lorsqu'on mesure la niche isotopique, de comparer des groupes ou des individus qui ont théoriquement accès aux mêmes ressources (c'est-à-dire ayant la même niche fondamentale), ces ressources étant par ailleurs bien différenciées dans l'espace isotopique. Le système trophique que nous avons étudié ici semblait adéquat pour une étude de la niche isotopique, car les proies étaient distribuées sur un fort gradient de rapports isotopiques, à la fois pour le carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et pour l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), et la configuration des proies dans l'espace isotopique restait relativement stable au cours du temps. Nous avons donc supposé que la niche isotopique constituait, dans ce cas précis, une mesure représentative de la niche trophique.

Variation temporelle de la niche trophique

Nous avons mis en évidence des changements rapides, en quelques semaines, dans la niche trophique d'une sous-population de renards polaires. La niche trophique en début de saison était assez étendue principalement à cause de l'utilisation des ressources allochtones marines. L'apport de ces ressources était relativement important, puisque le régime alimentaire de certains individus en dépendait à presque 75%, tandis que la proportion globale à l'échelle de la sous-population était d'environ 40% (Fig. 5.2). Il y avait donc un lien entre les chaînes trophiques terrestre et marine, par l'intermédiaire d'un carnivore terrestre qui allait rechercher de la nourriture dans le milieu marin environnant. Ce lien a diminué rapidement puisque la composante marine dans le régime alimentaire de la sous-population était déjà réduite de moitié en début d'été (mai-juin) pour être négligeable en milieu d'été (juin-juillet), suivant les périodes définies dans le chapitre V. Ce phénomène était associé à la fois à l'arrivée soudaine de la grande oie des neiges pour nicher dans la colonie, et à la fonte progressive de la banquise (ou de la neige la recouvrant) à partir de début juin, qui devrait théoriquement rendre plus difficile l'accès aux ressources marines. Durant la période de juin-juillet, tous les renards que nous avons échantillonnés avaient donc un régime alimentaire très majoritairement terrestre, basé à la fois sur les ressources autochtones (lemmings) et les ressources allochtones d'origine terrestre tempérées (oies).

La période printanière était caractérisée par un gradient très net d'utilisation des ressources, partant d'individus spécialisés sur le lemming variable vers des individus spécialisés sur le phoque. Ces deux tactiques différentes impliquent soit de rester sur terre pour y trouver toute la nourriture nécessaire, avant la période d'arrivée des oies, soit d'entreprendre des voyages sur la banquise afin d'utiliser d'autres ressources. Mais d'autres individus ont adopté des tactiques intermédiaires. Le fait qu'il n'y ait pas de séparation claire, au sein de la sous-population d'étude, entre deux groupes d'individus spécialisés sur l'un ou l'autre des types de ressource correspond bien à l'idée que cette espèce est généraliste (Elmhagen *et al.* 2000). Roth (2002) n'avait pas non plus trouvé de distribution bimodale de la fréquence des rapports isotopiques au sein de sa sous-population d'étude, ce qui montrait donc l'existence d'un même continuum terrestre-marin au lieu de deux groupes distincts.

Variation interindividuelle et utilisation des ressources allochtones

Nous avons cherché à expliquer l'effet de caractéristiques individuelles, associées à des facteurs environnementaux (abondance des ressources terrestres), sur le rapport isotopique ($\delta^{15}\text{N}$) des individus (utilisé comme un indice du degré d'utilisation des ressources marines). L'utilisation des ressources marines était reliée, dans la période printanière, au statut reproducteur : les individus non reproducteurs avaient tendance à utiliser plus de ressources marines que les individus reproducteurs. Le $\delta^{15}\text{N}$ diminuait au cours du temps, soit du printemps au milieu de l'été, passant ainsi d'une signature marine vers une signature terrestre. Il avait aussi tendance à diminuer depuis les zones proches de la colonie vers les zones éloignées. Une prémisse importante était que tous les individus de l'aire d'étude avaient théoriquement un accès potentiel similaire aux ressources marines. Nous avons démontré plus haut que la capacité de déplacement des renards leur permettait facilement d'atteindre une zone marine, quelle que soit leur position dans l'aire d'étude. Cette prémisse est donc tout à fait justifiée. Cela signifie que si un individu utilise des ressources marines, ce n'est pas dû à un meilleur accès à ces ressources.

Deux hypothèses pourraient expliquer un tel patron d'utilisation des ressources.

Premièrement, les individus non reproducteurs sont peut-être beaucoup plus mobiles, n'étant pas contraints de défendre une tanière et un territoire, ni d'apporter des soins à des jeunes. Dans ce cas, l'utilisation de ressources marines relativement abondantes durant la période où les jeunes phoques sont présents sur la banquise (Gagnon & Berteaux 2009) devrait représenter un choix optimal. D'autres études ont cependant émis l'hypothèse que l'utilisation des ressources marines (phoques) ne constituait pas un choix optimal pour les renards polaires, ces ressources étant trop dispersées sur la banquise et de façon moins prévisible (Ferguson *et al.* 2000; Roth 2002). La densité de phoque sur la banquise en hiver varierait, dans l'archipel arctique canadien, entre 0.3 et 2.1 phoque/km² (Kingsley 1985 et Stirling et Øritsland 1995, in Ferguson *et al.* 2000). Si dans l'absolu ces valeurs semblent en effet relativement faibles, elles paraissent plus importantes lorsqu'on les compare aux distances qu'un renard polaire peut couvrir quotidiennement (jusqu'à 90km; Chapitre II). Nous avons vu plus haut qu'ils adoptaient, une fois sur la banquise, des déplacements optimaux pour la recherche de nourriture éparse, en suivant des déplacements de Lévy

(Chapitre IV). Il n'est donc pas certain que la recherche de nourriture en milieu marin constitue un « mauvais choix ». Dans une étude réalisée proche d'Arctic Bay, au Nunavut, soit à environ 180 km à l'ouest de l'île Bylot, un total de 174 abris sous-niveaux de phoques ont été trouvés, dont 26 avaient été attaqués par des renards polaires, avec un taux de succès d'environ 25% (Furgal *et al.* 1996). Finalement, la valeur énergétique d'une carcasse laissée par un ours polaire ou d'un jeune phoque capturé vivant pourrait largement compenser le temps de recherche investi : un phoque nouveau-né fournirait en effet assez d'énergie à un renard adulte pour survivre de 30 à 45 jours (Smith 1976). Il n'est donc pas évident que la recherche de nourriture sur la banquise soit une tactique sous-optimale, même s'il est probable que cela dépende aussi de la densité de ressources disponibles dans les milieux terrestres environnants.

Deuxièmement, il pourrait s'agir d'exclusion des individus non reproducteurs, à cause de la compétition plus élevée dans l'aire d'étude où les couples reproducteurs ont déjà établi, au printemps, des territoires qu'ils défendent. La compétition est très souvent avancée comme étant la cause principale de la variation de niche trophique entre les individus d'une même population (Angerbjörn *et al.* 1994; Darimont *et al.* 2009). Dans notre cas pourtant rien ne permet, pour l'instant, de confirmer l'une ou l'autre des deux hypothèses proposées.

Influence des cycles de lemmings sur l'utilisation des ressources marines

Quelle qu'était la cause directe de l'utilisation des ressources marines par certains individus, cette utilisation était corrélée à leur statut reproducteur. L'intensité de l'utilisation des ressources allochtones d'origine marine, à l'échelle de la sous-population et durant une année donnée, dépendrait donc de la proportion de reproducteurs. On peut ainsi prédire que lors d'une année avec peu de reproducteurs une telle sous-population dépendrait fortement des ressources marines. Or, un faible taux de reproduction correspond généralement, nous l'avons vu, à une année de faible abondance de lemmings. L'abondance de ressources autochtones aurait ainsi un effet, à l'échelle de la population, sur l'intensité d'utilisation des ressources allochtones marines durant la période printanière, avant que d'autres types de ressources allochtones ne deviennent disponibles en milieu terrestre (oies). Cette corrélation avait déjà été évoquée (Roth 2002), et nous proposons ici un mécanisme pour l'expliquer.

6.3 Portée de l'étude

Il s'agit d'une des rares études à ce jour présentant les résultats de suivi de mouvements d'un carnivore terrestre de l'Arctique sur un cycle annuel complet et chez des individus adultes (voir tout de même Walton *et al.* 2001; Gau *et al.* 2004; McLoughlin *et al.* 2004). Certains objectifs de notre étude, bien que descriptifs, ont permis de quantifier plus précisément les capacités de déplacements de cette espèce, donnant ainsi du crédit aux hypothèses avancées pour expliquer d'autres phénomènes que nous avons évoqués plus haut (par ex., faible variation génétique, synchronisation des cycles de lemmings à grande échelle spatiale). D'autres études ont abordé ces aspects dans le passé, mais restaient souvent anecdotiques (Northcott 1975), ou bien portaient sur une période de quelques mois seulement et sur des juvéniles, traitant ainsi plutôt du phénomène de la dispersion (Pamperin *et al.* 2008). Nous avons montré que la capacité de mouvement chez cette espèce est au moins une fois et demie plus élevée que ce qui avait été estimé jusqu'alors (Pamperin *et al.* 2008). D'autre part, nous avons fait la démonstration, aussi pour la première fois, que les mouvements hivernaux d'un carnivore arctique terrestre correspondaient à un modèle de Lévy.

Beaucoup d'études se sont intéressées à l'influence de l'abondance des ressources sur la taille des domaines vitaux, concluant généralement que celle-ci diminue lorsque les ressources sont abondantes (Hersteinsson & MacDonald 1982; Eide *et al.* 2004; Said *et al.* 2009; Schradin *et al.* 2010). Beaucoup plus rares sont celles qui ont abordé l'effet combiné des ressources allochtones et autochtones sur l'utilisation de l'espace (Sale & Arnould 2009). Nous avons montré ici que les apports de ressources allochtones depuis les régions tempérées, via les oies migratrices, pouvaient atténuer localement l'effet des fluctuations des ressources autochtones : la première conséquence est que les renards se trouvant proches de cette ressource peuvent maintenir des domaines vitaux stables d'une année sur l'autre. La seconde conséquence est que ces mêmes individus tendent à moins s'éloigner de leur domaine vital durant la période hivernale, et donc font un usage moindre de la banquise. Bien que nous n'ayons pas pu établir un lien direct entre ces mouvements et l'utilisation des ressources se trouvant dans l'habitat marin, nous avons tout de même montré que ces

mouvements correspondaient à des comportements de quête alimentaire adaptés à un habitat où les ressources sont très dispersées et de manière peu prévisible (modèle de Lévy).

Dans les écosystèmes terrestres de l'Arctique les ressources allochtones peuvent jouer un rôle primordial dans la structuration des réseaux trophiques, en maintenant la présence ou en augmentant l'abondance des prédateurs qui eux-mêmes influencent les niveaux trophiques inférieurs (Huxel *et al.* 2002; Croll *et al.* 2005). Giroux (2007) a montré que l'utilisation des ressources allochtones d'origine tempérée (oies) influençait le nombre de tanières en reproduction, mais que l'effet s'ajoutait à celui de l'abondance des ressources autochtones (lemmings). D'ailleurs, la prédation sur les œufs d'oies peut jusqu'à doubler durant les années de creux de lemmings (Bêty *et al.* 2002). Le fait qu'il n'y ait parfois pas de reproduction des renards dans la zone de la colonie lorsque les densités de lemmings sont au plus bas (A. Tarroux, observations personnelles en 2006) laisse cependant penser que cette ressource seule ne serait pas suffisante pour assurer le maintien d'une population de prédateurs sur l'île Bylot. En revanche, cela peut en effet contribuer (i) à augmenter la productivité de base des renards polaires, qui elle est assurée par la présence de lemmings et (ii) à atténuer l'effet des creux d'abondance de lemmings.

Notre étude permet donc de mieux comprendre comment, dans la toundra peu productive du Haut-Arctique, un prédateur terrestre utilise les différents types de ressources en provenance des écosystèmes tempéré (éloigné) et marin (environnant). Nous avons mis en évidence une grande variabilité spatiale (liée à la répartition des ressources), temporelle et interindividuelle (liée au statut reproducteur et dans une moindre mesure, au sexe). Ceci montre qu'une sous-population, même relativement petite, ne peut être considérée comme un ensemble homogène : il s'agit d'un système dynamique où le degré d'utilisation des ressources allochtones varie rapidement dans le temps et dans l'espace. La dépendance globale de la sous-population à l'égard des ressources marines, autrement dit la proportion moyenne de nourriture marine dans le régime alimentaire à l'échelle de la sous-population, semble relativement importante durant la période hivernale et printanière. Il est cependant difficile d'estimer la contribution de ces ressources à la productivité de la sous-population de renards polaires. Même si elle semble être utilisée principalement par les individus non reproducteurs, il est possible qu'elle leur permette de rester dans la région et de survivre

jusqu'à l'année suivante, lors de laquelle ils pourraient se reproduire. Nous pourrions alors réellement parler de subsides allochtones pour les ressources d'origines marines, puisqu'elles entraîneraient un accroissement de la productivité des prédateurs (Polis *et al.* 1997).

6.4 Limitations de l'étude et extrapolation des résultats

6.4.1 Taille d'échantillonnage pour le suivi satellite

Notre taille d'échantillonnage était relativement limitée, surtout concernant le suivi satellite. Ceci s'explique principalement par les contraintes logistiques (durée des saisons de terrain, difficulté de capturer des animaux sauvages tout en limitant l'impact des captures, *etc.*) et monétaires, puisque le suivi Argos est particulièrement coûteux, ces coûts s'ajoutant à ceux associés à la recherche en milieux éloignés. Nous n'avons donc pas pu tester les effets d'autres facteurs (par exemple le sexe et la condition corporelle), sur les patrons d'utilisation de l'espace ou bien encore des effets plus complexes d'interaction entre facteurs. En dépit de cette limitation, nous avons pu mettre en évidence des tendances claires (effets de l'abondance des ressources) et nous sommes donc confiant dans les résultats présentés dans cette étude. Cette limitation nous empêche d'extrapoler spatialement les résultats à une échelle plus vaste : les résultats présentés ici ne sont donc représentatifs que de notre population d'étude. Cependant, ils permettent (i) des comparaisons avec les résultats obtenus dans d'autres régions (Eide *et al.* 2004) et (ii) de générer de nouvelles hypothèses qui pourraient être testées dans les années à venir. Nous revenons sur ces perspectives dans la section suivante (section 6.5).

6.4.2 Précision des données Argos

Nous avons évoqué déjà en détail la précision du système de localisation par satellite Argos. Nous avons pris toutes les précautions possibles pour optimiser la précision des données de suivi Argos (i) en vérifiant *in situ* que les classes de localisation correspondaient bien aux erreurs mentionnées par le service Argos et (ii) en filtrant les données utilisées de façon très conservative. Étant donné la quantité de localisations que nous avons pu obtenir, il est probable que si le manque de précision a affecté les résultats il n'a cependant pas introduit de

biais. Nous avons vu en effet que les erreurs de localisation Argos suivent une distribution normale : ceci devrait donc conduire à ajouter du bruit dans les données, et à réduire notre capacité à détecter des signaux dans ces données. Nous pouvons donc conclure que les tendances qui ont été détectées étaient bien présentes. Une meilleure précision aurait probablement amélioré le pouvoir explicatif des modèles testés en réduisant ce niveau de bruit. Finalement, lorsqu'il y a de l'imprécision la taille des domaines vitaux estimée est plus grande que la taille réelle, mais ce biais est le même pour tous les domaines vitaux. Ceci ne devrait donc pas influencer les résultats de modèles linéaires comparant les tailles de ces domaines vitaux.

6.4.3 Cyclicité du système et durée de l'étude

Nous avons présenté l'étude d'un système cyclique et très variable (Gauthier *et al.* 2004), mais nous n'avons pas pu, en ce qui concerne l'analyse des patrons d'utilisation de l'espace, effectuer de suivi sur un cycle complet de variation d'abondance de lemmings. Il est donc impossible d'extrapoler nos données à d'autres périodes temporelles. Les valeurs de l'indice d'abondance de lemming que nous avons utilisé étaient, durant notre période d'étude, inférieures aux maximums qui ont déjà été observés à Bylot par le passé (Gruyer *et al.* 2008; Morrisette *et al.* 2010) : nous ne pouvons donc pas non plus extrapoler au-delà des valeurs d'indice d'abondance que nous avons observées. Cependant, nous avons effectué nos observations durant des années fortement contrastées : sans pouvoir prédire avec exactitude la réponse des variables dépendantes (tailles des domaines vitaux, distances des mouvements hivernaux, *etc.*) cela nous donne malgré tout une très bonne indication des tendances de variation en fonction de l'augmentation ou de la diminution de l'abondance de lemmings.

6.4.4 Distribution spatio-temporelle des proies

L'indice d'abondance de lemmings que nous avons utilisé combinait les données de trappage mortel provenant de deux sites distincts, mais qui ne permettent pas de mesurer les variations d'abondance à fine échelle spatiale (par exemple à l'échelle du domaine vital d'un renard). La distribution spatiale des lemmings peut en effet être relativement hétérogène (Gruyer *et al.* 2008; Duchesne 2009), et ceci pourrait expliquer une partie de la variation observée de la

taille les domaines vitaux situés à l'extérieur de la colonie. Le fait de ne pas tenir compte de cette hétérogénéité spatiale de l'abondance des lemmings ne devrait pas biaiser nos résultats, mais pourrait par contre réduire notre capacité à détecter des tendances claires dans les données.

Nous n'avons à peu près aucune information concernant d'autres espèces de proies qui sont pourtant présentes sur l'île Bylot (Zoltai *et al.* 1983; Lepage *et al.* 1998), comme le lièvre arctique (*Lepus arcticus*, Ross, 1819) et le lagopède alpin (*Lagopus mutus*, Montin 1781). Bien qu'il soit difficile d'estimer exactement l'abondance de ces deux espèces, il semble que leur répartition dans l'aire d'étude varie beaucoup dans l'espace et dans le temps (A. Tarrow, observations personnelles). Nous ne sommes pas en mesure de démontrer ici que ces proies constituent des ressources marginales pour le renard polaire en été, comme nous le pensons d'après les observations ponctuelles sur le terrain. Cela ne devrait pas affecter les tendances, fortes, qui ont été mises en évidence dans ce travail. Il serait cependant préférable de les prendre en compte dans des études futures, afin de reconstituer un réseau trophique plus complet pour cet écosystème.

D'autre part, nous n'avons pas non plus de données sur la distribution des phoques annelés ou d'autres proies potentielles en hiver, par exemple des carcasses de caribou qui parfois sont laissées plus au sud sur l'île de Baffin par les chasseurs inuits de la région (C.-A. Gagnon, communication personnelle). Nous avons donc présumé que ces proies étaient éparées et distribuées de façon imprévisible. Cependant, il existe dans la région de notre aire d'étude des camps inuits de trappe hivernale, dont l'emplacement a très peu varié depuis des décennies (Gagnon & Berteaux 2009; C.-A. Gagnon, Communication personnelle). Intégrer ces données à la modélisation des mouvements individuels des renards permettrait (i) de déterminer l'impact des camps de chasse sur les patrons d'utilisation des ressources marines et (ii) de tester des hypothèses sur l'effet de la mémoire sur les comportements de recherche de nourriture chez le renard polaire. Ce dernier aspect est plus complexe, mais permet de développer des modèles de mouvements animaux qui ne considèrent pas seulement l'effet de facteurs externes (c'est-à-dire environnementaux) mais aussi de l'état interne de l'animal (Holyoak *et al.* 2008).

6.5 Perspectives

Nous avons mis en évidence les effets de l'abondance des ressources autochtones et allochtones d'origine tempérée sur les patrons d'utilisation des ressources allochtones marines, mais aussi sur les patrons d'utilisation de l'espace par les renards polaires, en particulier leurs mouvements dans l'habitat marin environnant (Fig. 6.1). Il y a, via ces mouvements, un lien indirect avec l'utilisation des ressources marines (Fig. 6.1). Nous mesurons donc maintenant un peu mieux l'importance des ressources allochtones marines pour cette sous-population. Sans pouvoir extrapoler à d'autres sous-populations, nous savons qu'il existe des différences à l'échelle régionale (Gagnon & Berteaux 2009).

6.5.1 Renards marins et renards terrestres

Les chasseurs et trappeurs inuits de la région de Mittimatalik (Pond Inlet; Fig 1.4) reconnaissent l'existence de deux « types » de renards distincts, soit un type marin et un type terrestre, les deux types étant bien distingués par les trappeurs grâce à la qualité différente de leurs fourrures (Gagnon & Berteaux 2009). Les renards du type marin semblent se tenir principalement sur la banquise, mais proche de la mer ouverte (limite de la banquise, appelée en anglais *floe edge*; Fig 1.4), ceux de l'autre type restant généralement dans les terres, mais utilisant la banquise occasionnellement d'après les trappeurs (Gagnon & Berteaux 2009). D'après cette description il est clair que notre étude a porté sur le type terrestre. Il est intéressant de constater que cette appellation « terrestre » n'est que très relative, puisque certains d'entre eux utilisent aussi beaucoup le milieu marin. Cependant, aucun des renards suivis par satellite n'a été sur l'une des deux zones de banquise ouverte, en tout cas pas durant des périodes prolongées, alors que ces zones sont très proches géographiquement de notre aire d'étude. Il est difficile de comprendre pourquoi sans étudier davantage les sous-populations de type marin. D'où viennent ces individus et surtout où vont-ils lorsque la banquise a fondu ? Quelle proportion de ressources marines *versus* terrestres utilisent-ils ? Peut-on les distinguer, génétiquement, des autres sous-populations de renards de la région ? Répondre à ces questions permettrait certainement de mieux comprendre la variabilité régionale dans l'utilisation de l'espace et des ressources par cette espèce.

6.5.2 Liens trophiques indirects

Dans notre zone d'étude, des liens trophiques indirects existent entre la proie principale (lemmings) et la proie alternative (oies) des renards : durant les phases de faible abondance de lemmings, la prédation sur les oies augmente fortement, correspondant ainsi à un phénomène de compétition apparente entre ces proies (Bêty *et al.* 2001; 2002). Nos résultats indiquent que le même type d'interaction pourrait avoir lieu entre les lemmings et les oies, d'une part, et les phoques, d'autre part. L'estimation des taux de prédation des renards sur les phoques, par exemple en vérifiant l'état des abris sous-niveaux (Furgal *et al.* 1996), permettrait de tester l'existence d'un lien trophique indirect entre ces trois types de ressources (représenté sur la figure 6.1). Si ce lien était avéré, deux prédictions à tester en découleraient : (i) lors des périodes de faible abondance de lemming, l'utilisation des ressources marines augmenterait, principalement par des renards n'ayant pas accès à la colonie d'oies et (ii) ces renards, utilisant de façon ponctuelle les ressources marines, pourraient plus tard dans la saison revenir dans l'écosystème terrestre et augmenter, en retour, la pression de prédation sur les proies s'y trouvant. C'est ce qui pourrait se passer à Bylot, puisque les renards qui utilisaient des ressources marines en avril-mai ont été capturés plus tard, en mai-juin, alors qu'ils étaient déjà sur l'île.

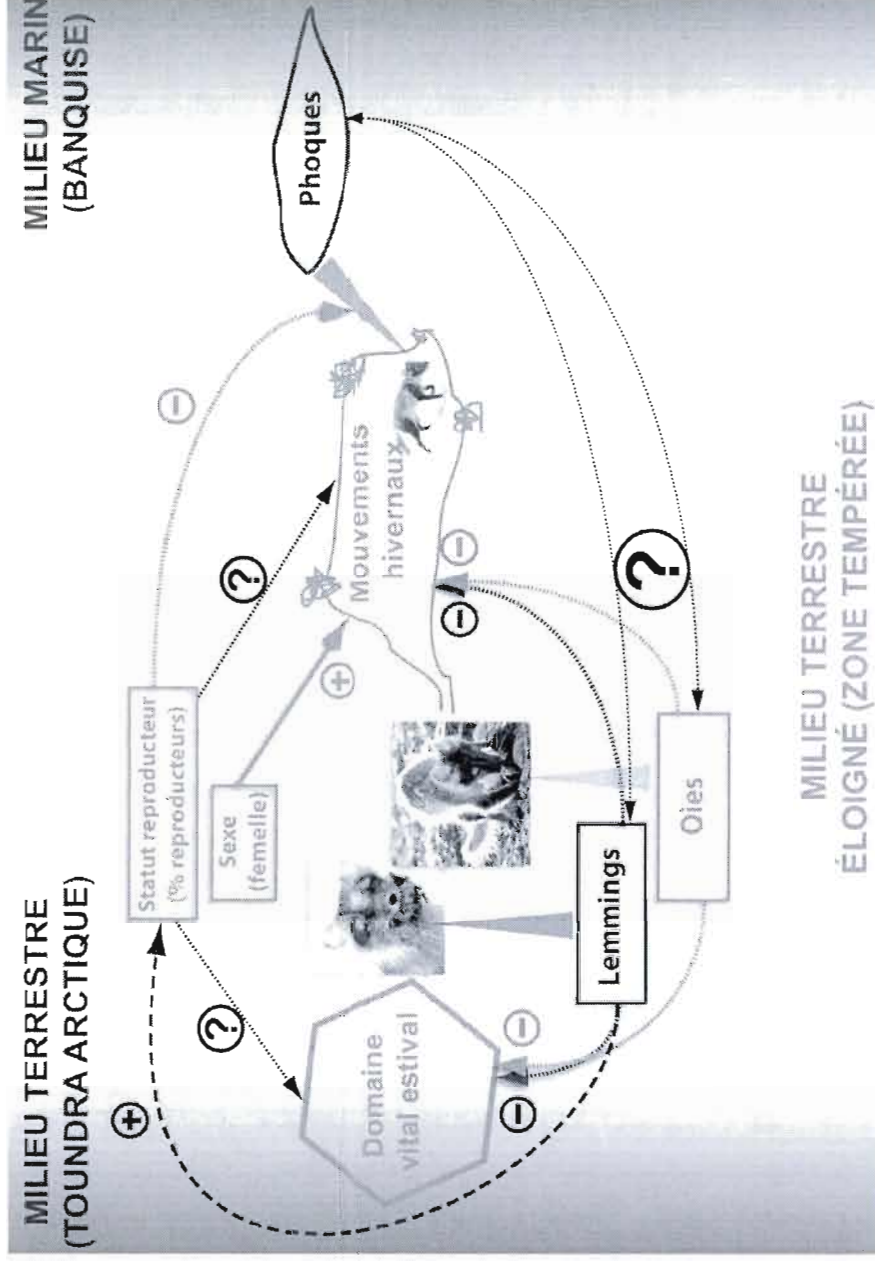


Figure 6.1 Représentation schématique des principaux résultats de cette thèse, mettant en évidence le renard polaire en tant que lien trophique entre trois écosystèmes (terrestre arctique, terrestre tempéré et marin arctique). Les flèches en trait continu et les signes associés représentent les effets des facteurs (par ex. abondance des lemmings) sur les variables dépendantes que nous avons mesurées (par ex. la taille du domaine vital). Les flèches pointillées, assorties d'un point d'interrogation, indiquent les effets non testés (effet du statut reproducteur) ou bien des liens trophiques indirects qui pourraient exister entre les proies marines et les proies terrestres.

6.5.3 Associer suivi satellite et analyse isotopique

Les contraintes logistiques ont fait que la majorité des individus capturés étaient reproducteurs. Nous n'avons ainsi pas pu tester l'effet du statut reproducteur sur la taille des domaines vitaux estivaux ainsi que sur les caractéristiques des mouvements hivernaux. Cependant, d'après les patrons d'utilisation des ressources déterminés à partir de l'analyse des isotopes stables, nous pouvons proposer l'hypothèse que les individus non reproducteurs se déplacent plus loin en hiver et utilisent plus la banquise (et donc les ressources allochtones marines).

Une approche permettant de tester cette hypothèse serait d'échantillonner des individus pour analyse isotopique pendant ou après leur suivi télémétrique. Ceci permettrait de comparer les mouvements et les patrons d'utilisation des ressources sur des périodes similaires, puisqu'il serait alors possible d'obtenir des suivis de mouvements couvrant des fenêtres temporelles similaires à celles couvertes par les analyses isotopiques (Jaeger *et al.* 2010). Cette approche simultanée de l'analyse des isotopes stables et du suivi télémétrique a été très peu utilisée jusqu'à présent en écologie : elle permet pourtant de déterminer si l'utilisation d'un habitat est associée avec l'utilisation des ressources s'y trouvant (Hatase *et al.* 2006; Phillips *et al.* 2007; Jaeger *et al.* 2010). Jusqu'à présent cette approche a été appliquée à des espèces se déplaçant sur des milliers de kilomètres (Jaeger *et al.* 2010), mais il serait possible de l'utiliser à des échelles beaucoup plus fines, à condition qu'il y ait un gradient isotopique suffisamment fort. Nous avons démontré l'existence d'un tel gradient marin-terrestre chez les renards polaires de l'île Bylot : l'approche est donc réaliste dans ce contexte, et permettrait sans doute d'affiner l'étude des mouvements hivernaux, par exemple en distinguant les mouvements associés à la quête alimentaire des autres mouvements.

6.5.4 Conclusion : élargir ces résultats à plus vaste échelle écologique

Jusqu'ici nous avons considéré uniquement le renard polaire et ses proies principales. Il est difficile de travailler à plusieurs échelles simultanément à un tel degré de précision (c'est-à-dire au niveau individuel). Pourtant, il est essentiel, à terme, de connecter la partie du système trophique étudié ici aux autres éléments de ce système, en particulier aux autres prédateurs arctiques et aux compétiteurs potentiels. Plusieurs autres prédateurs sont présents à Bylot, oiseaux (harfang, goéland bourgmestre, labbes, buses, *etc.*) et mammifères (hermine) (Gauthier *et al.* 2004). Comprendre comment chacune de ces espèces influence à la fois les autres prédateurs et les proies dans ce système trophique fait partie des buts à long terme des recherches menées sur l'île Bylot (Gauthier *et al.* 2004) et dans l'Arctique canadien (Krebs *et al.* 2003). D'autres projets sont en cours au sein du laboratoire de Gilles Gauthier (Université Laval), visant à assembler ces éléments pour décrire la dynamique trophique de l'ensemble de l'écosystème. Ces démarches sont essentielles pour anticiper les effets des changements climatiques sur les systèmes trophiques arctiques (Post *et al.* 2009). Ce travail de thèse avait pour but d'améliorer notre compréhension d'un des éléments de ce casse-tête trophique.



Annexes

		Females								
		F1	F2	F3	F4	F5	F6*	F7*	F8	F9
2007	Jul	0.1±0.5	-	-	-	-	-	-	-	-
	Aug	0.2±0.5	0.2±0.5	0.2±0.6	-	-	-	-	-	-
	Sep	0.1±0.3	0.1±0.3	0.3±1.2	-	-	-	-	-	-
	Oct	0.1±0.3	0.1±0.3	0.3±0.8	-	-	-	-	-	-
	Nov	0.2±0.4	6.9±8.3	1.5±3.3	-	-	-	-	-	-
	Dec	0.4±1.6	2.8±5.9	0.5±1.4	-	-	-	-	-	-
2008	Jan	5.6±8.9	0.5±1.9	1.7±3.3	-	-	-	-	-	-
	Feb	5.0±7.7	0.5±0.9	1.1±2.4	-	-	-	-	-	-
	Mar	5.3±9.0	1.0±2.0	1.3±3.0	-	-	-	-	-	-
	Apr	0.9±2.6	0.5±0.8	0.7±1.3	-	-	-	-	-	-
	May	0.2±0.5	0.7±1.6	0.4±1.3	0.0±0.0	0.2±0.5	0.1±0.3	-	-	-
	Jun	0.5±1.1	0.1±0.5	0.0±0.2	0.1±0.3	0.0±0.1	0.1±0.4	-	-	-
	Jul	DEATH	0.1±0.4	0.2±0.8	0.2±0.4	0.1±0.5	0.1±0.4	0.1±0.4	0.1±0.4	0.1±0.3
	Aug	-	0.3±0.6	0.0±0.2	0.2±0.9	0.1±0.4	0.3±0.8	0.1±0.4	0.1±0.4	0.1±0.4
	Sep	-	0.1±0.4	0.3±0.8	0.1±0.3	0.1±0.4	0.0±0.0	0.1±0.3	0.3±0.8	0.6±2.5
	Oct	-	0.0±0.2	0.2±0.6	0.3±0.8	0.0±0.1	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.1	14.0±24.6
	Nov	-	13.0±9.1	0.2±0.6	1.9±6.2	11.8±22.1	0.0±0.0	0.0±0.2	1.2±5.8	55.9±25.4
	Dec	-	11.7±9.4	0.3±0.8	3.4±4.2	55.8±1.7	DEATH	0.0±0.0	57.2±35.8	82.3±18.3
2009	Jan	-	5.7±3.0	1.0±2.1	11.7±15.2	49.5±18.2	-	8.4±31.6	89.0±6.1	37.4±28.1
	Feb	-	FAILED	0.1±0.5	DEATH	52.5±12.0	-	196.2±14.2	90.4±0.3	21.4±0.2
	Mar	-	-	2.0±2.8	-	FAILED	-	200.2±30.6	DEATH	DEATH
	Apr	-	-	0.3±0.7	-	-	-	179.3±68.3	-	-
	May	-	-	0.3±0.7	-	-	-	209.9±76.4	-	-
	Jun	-	-	0.5±1.2	-	-	-	482.1±59.0	-	-
	Jul	-	-	FAILED	-	-	-	444.4±37.7	-	-
	Aug	-	-	-	-	-	-	424.9±26.6	-	-
	Sept	-	-	-	-	-	-	363.8±14.9	-	-
Max DHR		27	31	14	45	73	n/a	598	120	150

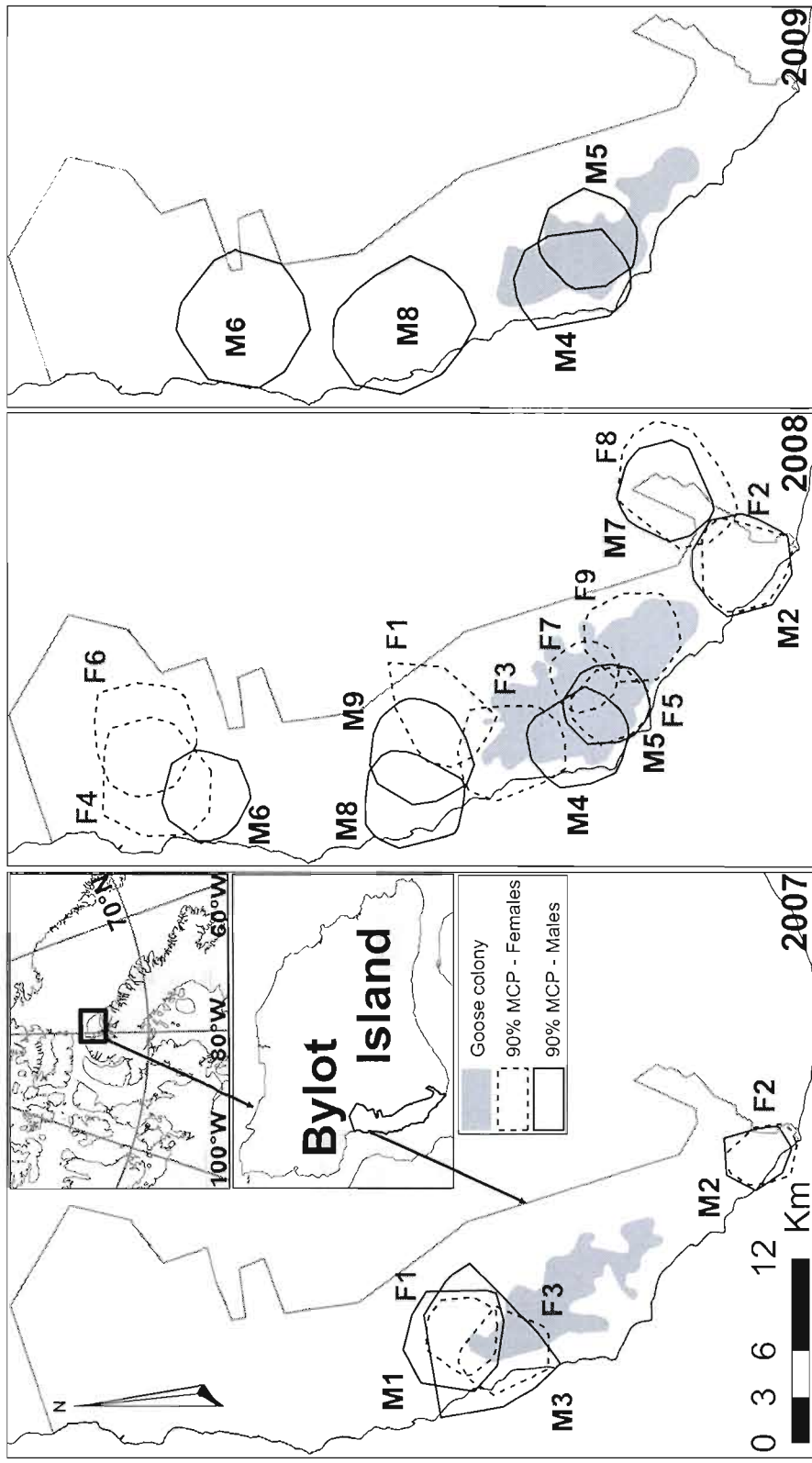
Appendix 3.1 Monthly average distance (km ± SE) from previous summer home range (DHR) for adult arctic foxes satellite tracked on Bylot Island, Nunavut, Canada. Averages were calculated based on all filtered locations, with a minimum of five tracking days per month per individual. Sea ice presence is shown by shaded areas. An asterisk identifies four individuals that were excluded from some of the analyses due to their exceptionally extensive movements or because they were not tracked long enough during winter months. The fate of individuals is indicated (DEATH = fox likely died of unknown cause; FAILED = Argos unit stopped transmitting; KILLED: Fox was killed by a local hunter). **CONTINUED ON NEXT PAGE**

		Males								
		M1	M2	M3	M4	M5	M6*	M7	M8	M9*
2007	Jul	0.0±0.0	0.0±0.0	-	-	-	-	-	-	-
	Aug	0.1±0.2	0.2±0.4	0.3±0.9	-	-	-	-	-	-
	Sep	0.3±0.9	0.1±0.7	0.2±0.7	-	-	-	-	-	-
	Oct	0.0±0.2	0.2±0.6	0.3±1.0	-	-	-	-	-	-
	Nov	1.2±4.4	5.5±5.5	0.6±2.7	-	-	-	-	-	-
	Dec	1.7±5.0	1.2±3.0	4.2±6.5	-	-	-	-	-	-
2008	Jan	0.7±2.1	1.6±4.0	0.8±2.4	-	-	-	-	-	-
	Feb	4.0±4.6	0.3±0.6	0.9±1.9	-	-	-	-	-	-
	Mar	2.9±5.5	0.8±1.7	FAILED	-	-	-	-	-	-
	Apr	2.1±3.2	2.8±4.4	-	-	-	-	-	-	-
	May	0.3±0.8	0.5±1.0	-	-	-	-	-	-	-
	Jun	FAILED	0.2±0.7	-	0.1±0.3	0.1±0.4	0.1±0.3	-	0.1±0.5	0.1±0.4
	Jul	-	0.1±0.4	-	0.1±0.4	0.1±0.3	0.1±0.5	0.1±0.2	0.1±0.3	0.1±0.6
	Aug	-	0.1±0.4	-	0.1±0.3	0.2±0.5	0.5±1.5	0.1±0.3	0.2±0.4	0.1±0.3
	Sep	-	0.1±0.3	-	0.0±0.1	0.1±0.3	0.1±0.3	0.1±0.4	0.1±0.3	0.2±0.5
	Oct	-	2.1±8.8	-	0.0±0.2	0.1±0.4	2.0±7.2	0.8±1.6	0.1±0.6	0.0±0.1
2009	Nov	-	42.1±3.3	-	1.0±2.0	0.4±1.4	1.4±4.3	31.6±16.4	0.6±1.7	0.0±0.0
	Dec	-	20.9±20.8	-	1.3±1.5	0.1±0.2	1.1±2.0	7.2±13.8	4.3±4.9	DEATH
	Jan	-	44.6±2.7	-	0.6±1.2	0.7±1.3	0.0±0.0	17.6±6.6	13.2±16.4	-
	Feb	-	FAILED	-	1.1±1.2	0.3±0.6	2.1±3.5	10.1±7.7	16.5±14.6	-
	Mar	-	-	-	1.0±1.5	1.8±2.6	41.7±51.0	2.3±2.9	10.4±12.0	-
	Apr	-	-	-	2.4±2.1	1.3±1.6	251.5±94.0	3.8±4.1	1.6±1.6	-
	May	-	-	-	1.4±1.8	0.3±0.7	113.7±174.0	2.8±2.2	1.3±2.2	-
	Jun	-	-	-	0.1±1.2	0.1±0.4	0.6±1.5	KILLED	0.2±0.5	-
	Jul	-	-	-	0.1±0.4	0.1±0.3	0.1±0.3	-	0.0±0.1	-
	Aug	-	-	-	0.0±0.2	0.1±0.3	0.1±0.3	-	0.1±0.4	-
	Sept	-	-	-	0.1±0.4	0.0±0.2	0.0±0.1	-	0.0±0.2	-
Max DHR		23	49	21	10	11	483	47	44	n/a

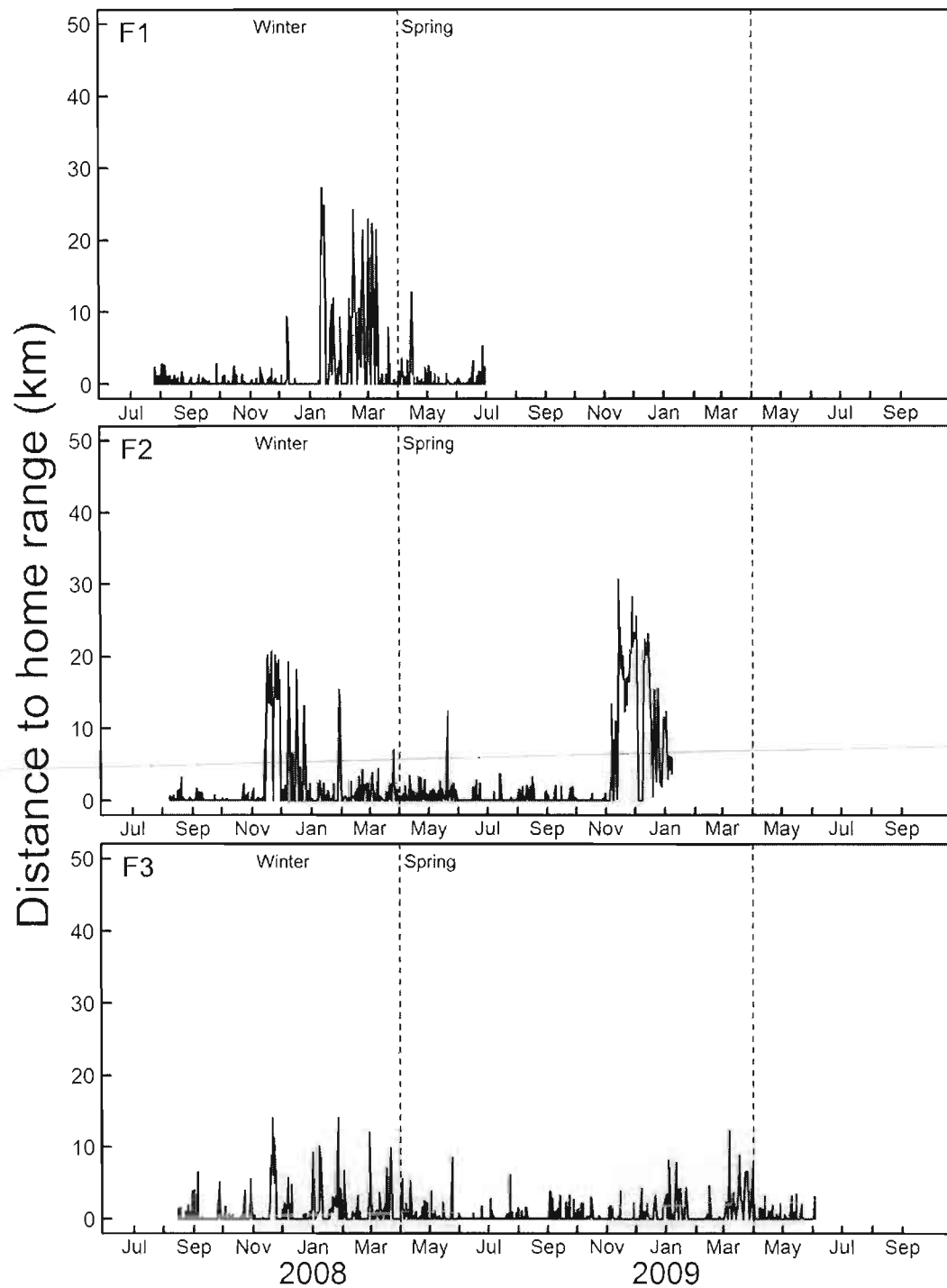
Appendix 3.1 (continued). Monthly average distance (km ± SE) from the previous summer home range (DHR) for each individual arctic fox satellite tracked on Bylot Island, Nunavut, Canada. Averages were calculated based on all filtered locations, with a minimum of five tracking days per month per individual. Sea ice presence is shown by shaded areas. An asterisk identifies the four individuals that were excluded from some of the analyses due to their exceptionally extensive movements or because they were not tracked long enough during winter months. The fate of individuals is indicated (DEATH = fox likely died of unknown cause; FAILED = Argos unit stopped transmitting but fox was likely still alive; KILLED: Fox was killed by a local hunter).

	Females									Males								
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9
Nov	100	53	80	-	-	-	-	-	-	87	40	93	-	-	-	-	-	-
Dec	93	73	93	-	-	-	-	-	-	73	87	47	-	-	-	-	-	-
Jan	63	88	64	-	-	-	-	-	-	81	60	88	-	-	-	-	-	-
Feb	62	92	82	-	-	-	-	-	-	45	100	71	-	-	-	-	-	-
Mar	81	87	93	-	-	-	-	-	-	56	75	-	-	-	-	-	-	-
Apr	87	93	87	-	-	-	-	-	-	60	73	-	-	-	-	-	-	-
May	100	93	86	100	100	100	-	-	-	85	93	-	-	-	-	-	-	-
Mean residency index	83.7 (104)	82.7 (104)	83.8 (99)	100 (8)	100 (5)	100 (2)	-	-	-	70.3 (101)	74.5 (102)	75 (60)	-	-	-	-	-	-
2007-2008																		
Nov	-	20	93	87	73	100	100	93	0	-	0	-	87	93	87	7	87	100
Dec	-	29	93	40	0	-	100	15	0	-	33	-	47	100	73	67	47	-
Jan	-	0	80	25	7	-	94	0	0	-	0	-	69	69	100	6	40	-
Feb	-	-	100	-	0	-	0	0	0	-	-	-	43	86	57	29	21	-
Mar	-	-	40	-	-	-	0	-	-	-	-	-	60	60	27	40	20	-
Apr	-	-	100	-	-	-	0	-	-	-	-	-	38	60	0	38	38	-
May	-	-	87	-	-	-	0	-	-	-	-	-	57	80	13	36	67	-
Mean residency index	21.2 (33)	84.5 (103)	52.4 (42)	20.3 (59)	100 (5)	40.8 (103)	29.1 (55)	0 (57)	15.2 (33)	57.1 (105)	78.1 (105)	50.9 (106)	31.4 (102)	45.7 (105)	100 (12)			
2008-2009																		

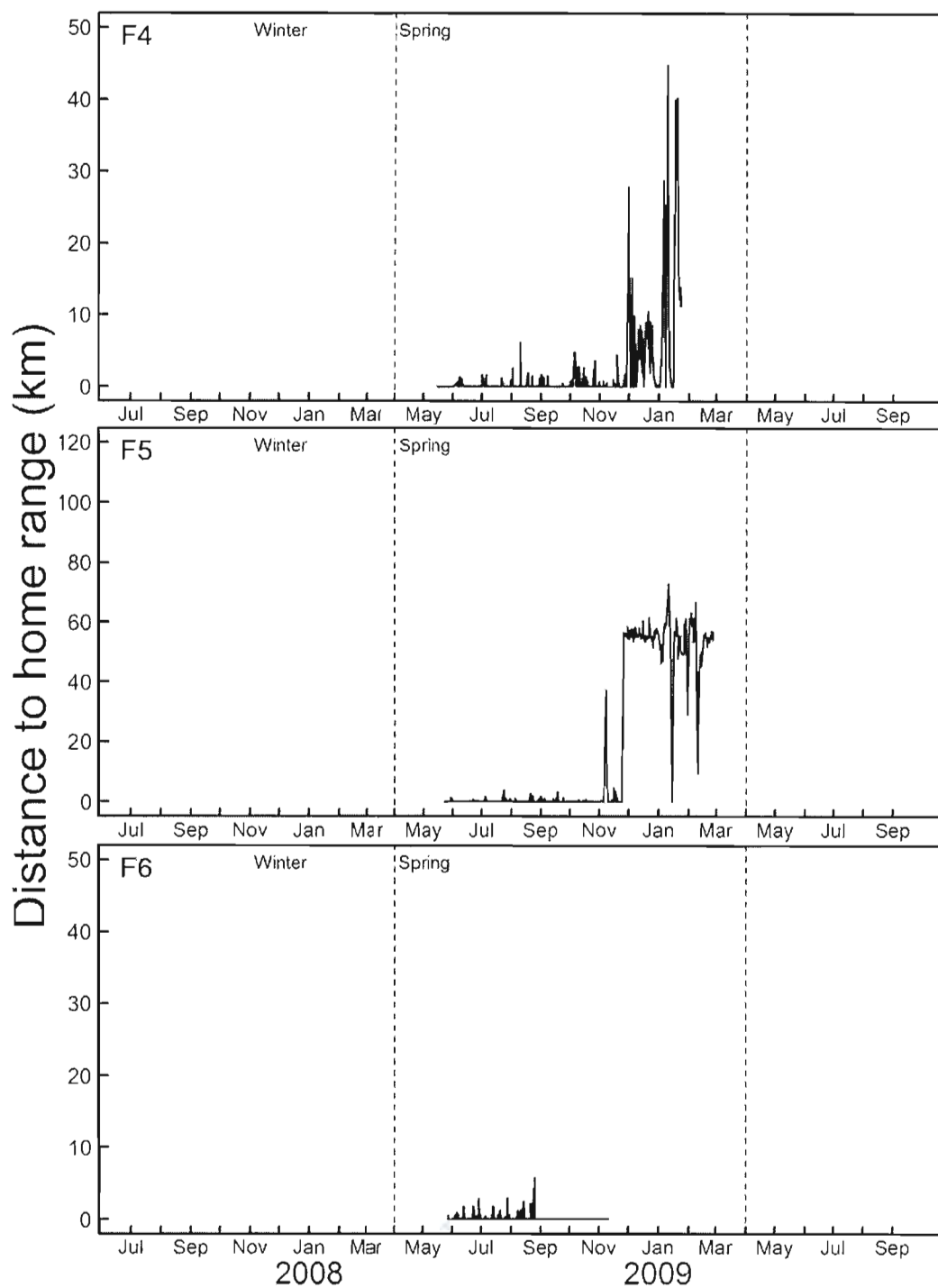
Appendix 3.2 Monthly residency index (i.e., % of locations within the summer home range) in Winter and Spring, when sea ice was present, during the two study years for adult arctic foxes satellite-tracked on Bylot Island, Nunavut, Canada. Numbers in parentheses indicate total number of days that an individual was tracked during a given year (from Nov to May).



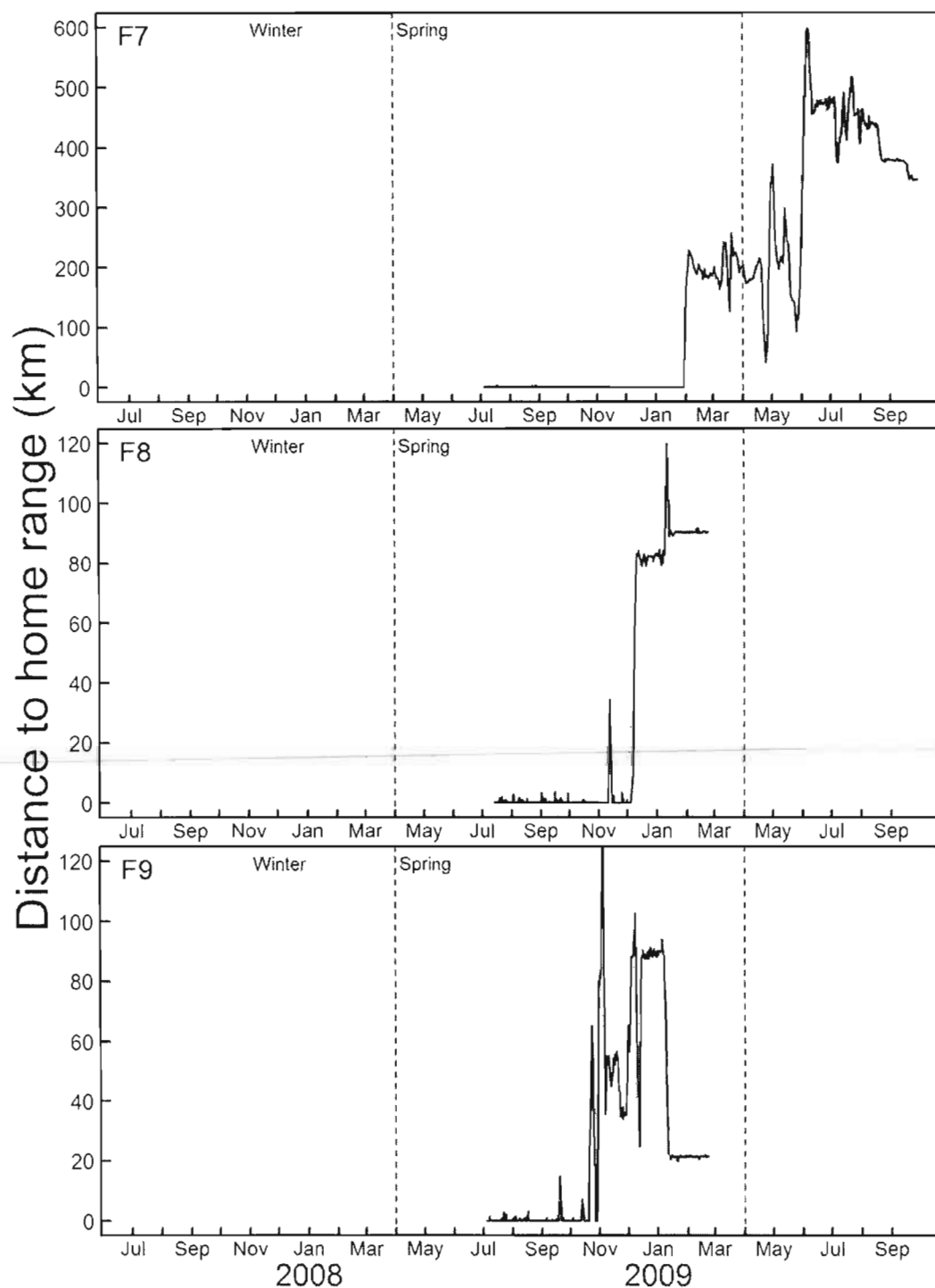
Appendix 3.3 Summer home ranges (MCP90) estimated for male adult arctic foxes on Bylot Island, Nunavut, Canada, that were satellite tracked (Argos) during three consecutive years. Individual ID and size in km² are indicated.



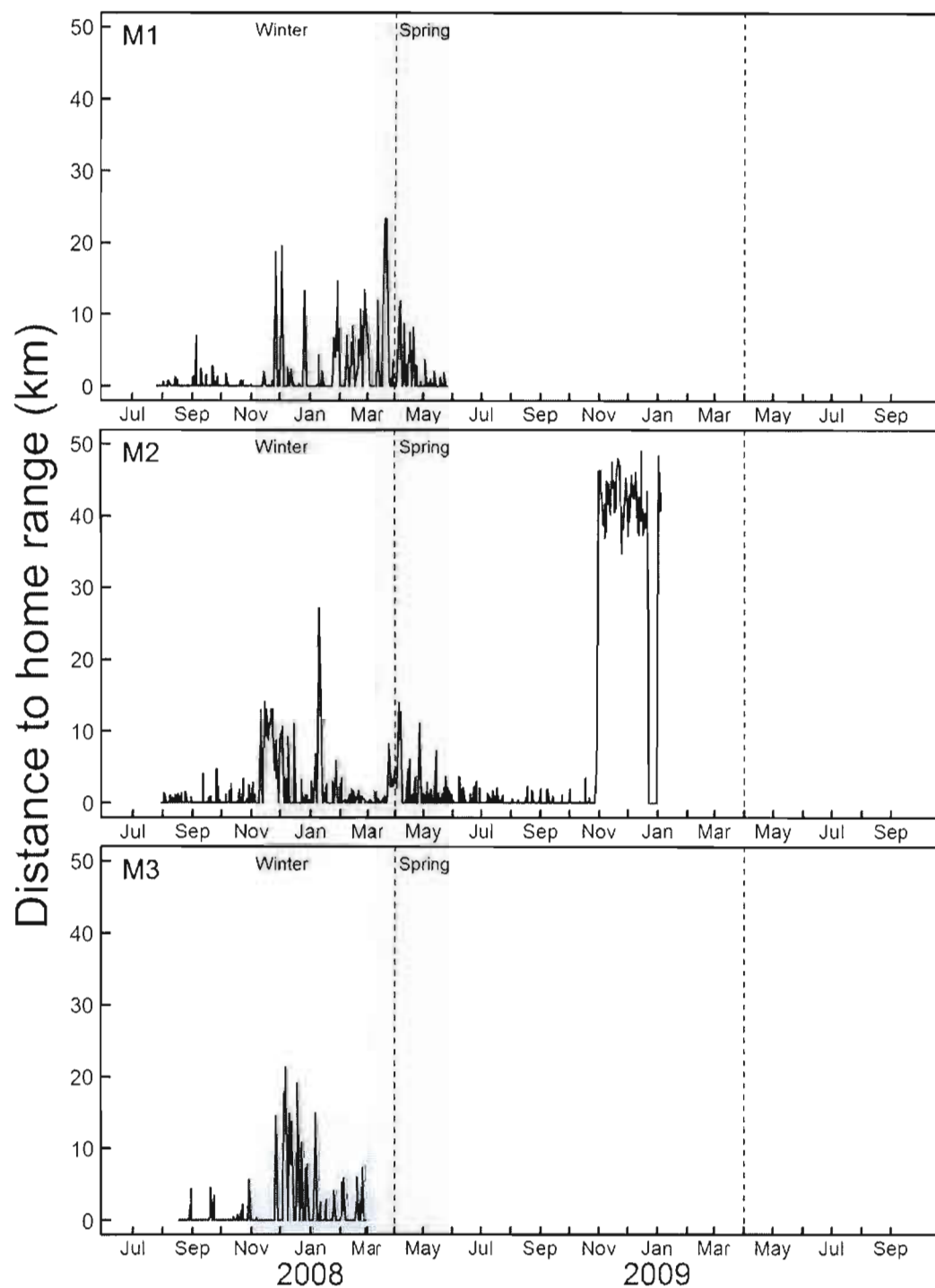
Appendix 3.4 Temporal variation in net distance to summer home range for three female arctic foxes satellite-tracked on Bylot Island, Nunavut, Canada. Scales of Y-axis may differ among individuals.



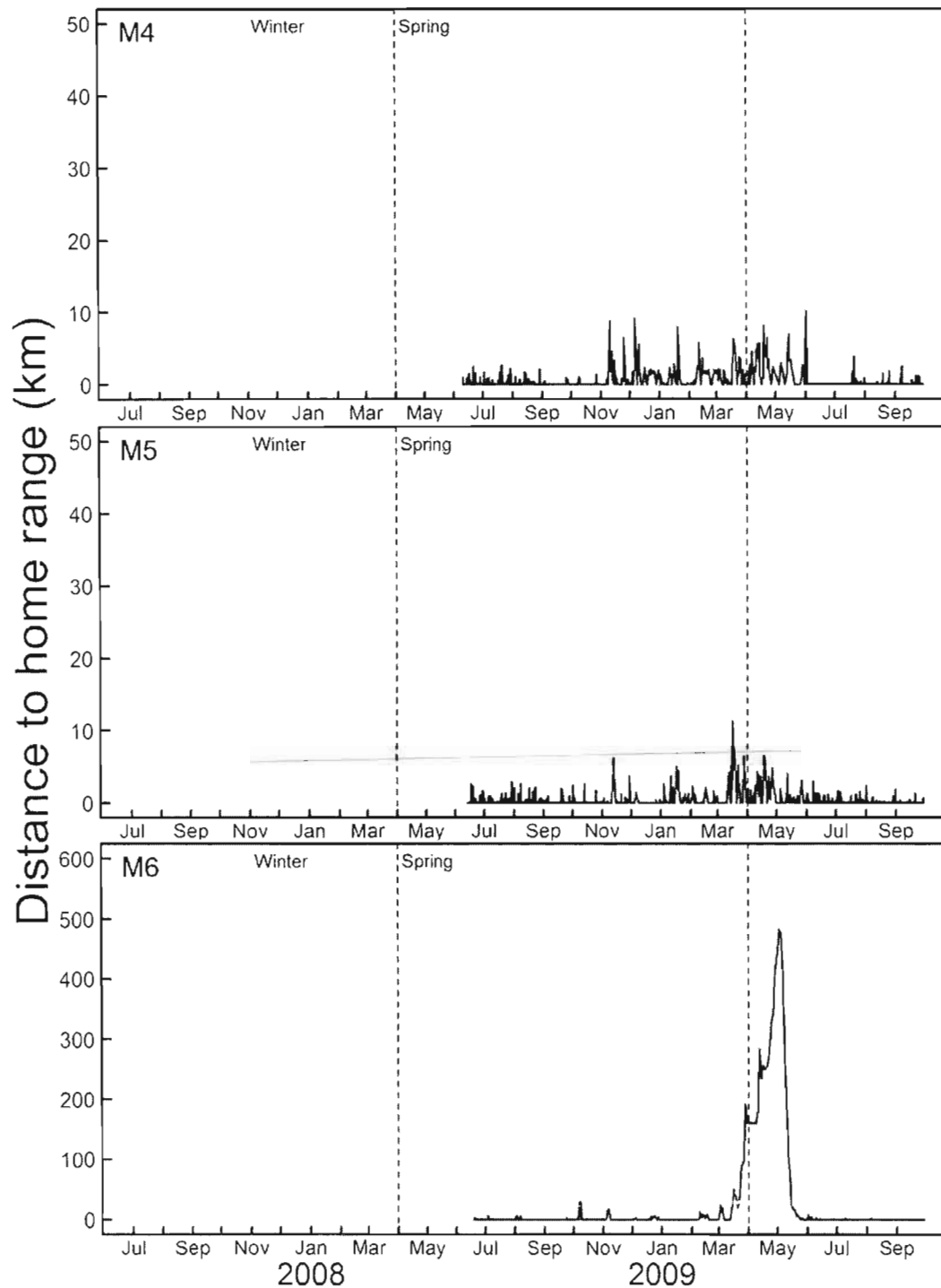
Appendix 3.4 (continued) Temporal variation in net distance to summer home range for three female arctic foxes satellite-tracked on Bylot Island, Nunavut, Canada. Scales of Y-axis may differ among individuals.



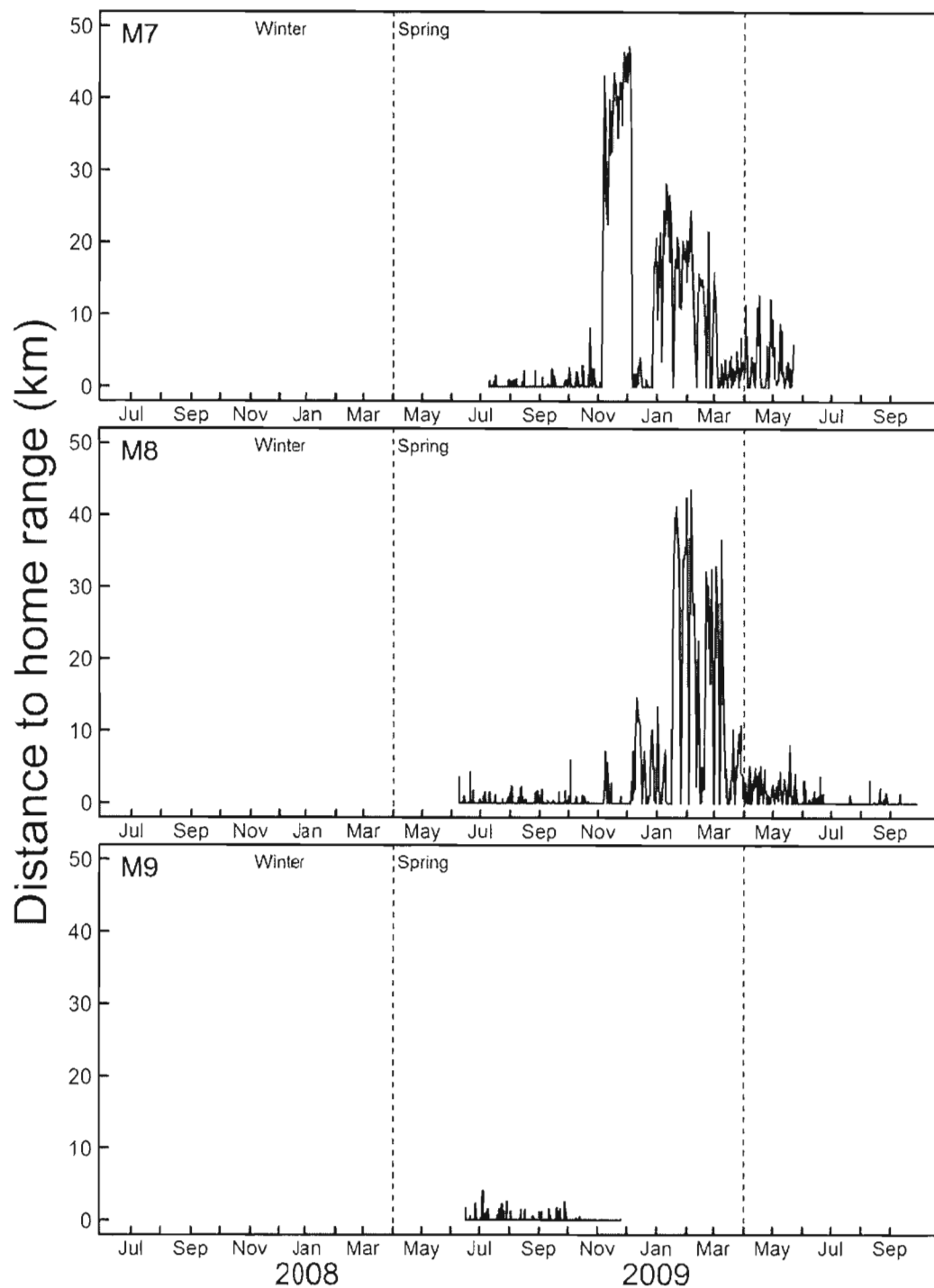
Appendix 3.4 (continued) Temporal variation in net distance to summer home range for three female arctic foxes satellite-tracked on Bylot Island, Nunavut, Canada. Scales of Y-axis may differ among individuals.



Appendix 3.4 (continued) Temporal variation in net distance to summer home range for three male arctic foxes satellite-tracked on Bylot Island, Nunavut, Canada. Scales of Y-axis may differ among individuals.



Appendix 3.4 (continued) Temporal variation in net distance to summer home range for three male arctic foxes satellite-tracked on Bylot Island, Nunavut, Canada. Scales of Y-axis may differ among individuals.



Appendix 3.4 (continued) Temporal variation in net distance to summer home range for three male arctic foxes satellite-tracked on Bylot Island, Nunavut, Canada. Scales of Y-axis may differ among individuals.

Model (random factor: <i>Fox ID</i>)	<i>k</i>	LogLik	AIC _c	Δ AIC _c	AIC _c weight
Home range area (90% MCP) ~					
<i>Goose * Lemming</i>	6	-89.59	194.2	0.0	90.7%
<i>Goose * Lemming + Condition + Sex</i>	8	-88.37	199.0	4.8	8.3%
<i>Lemming</i>	4	-97.68	204.5	10.3	0.5%
<i>Goose + Lemming</i>	5	-97.11	206.1	11.9	0.2%
<i>Null (intercept and random factor only)</i>	3	-101.15	208.8	14.6	0.1%
<i>Sex</i>	4	-99.9	208.9	14.7	0.1%
<i>Goose + Lemming + Condition</i>	6	-97.1	209.2	15.0	0.1%
<i>Goose</i>	4	-100.28	209.7	15.5	0.0%
<i>Goose + Lemming + Condition + Sex</i>	7	-96.22	210.9	16.7	0.0%
Core area (50% MCP) ~					
<i>Goose * Lemming</i>	6	-62.69	140.4	0.0	94.3%
<i>Goose * Lemming + Condition + Sex</i>	8	-62.08	146.4	6.0	4.7%
<i>Goose + Lemming</i>	5	-69.36	150.6	10.2	0.6%
<i>Lemming</i>	4	-72.12	153.3	13.0	0.2%
<i>Goose + Lemming + Condition</i>	6	-69.22	153.4	13.1	0.1%
<i>Goose</i>	4	-73.05	155.2	14.8	0.1%
<i>Goose + Lemming + Condition + Sex</i>	7	-68.68	155.8	15.4	0.0%
<i>Null (intercept and random factor only)</i>	3	-76.06	158.7	18.3	0.0%
<i>Sex</i>	4	-75.38	159.9	19.5	0.0%

Appendix 3.5 Results of linear mixed-effects model selection for the home range and core areas used in summer by adult arctic foxes on Bylot Island (Nunavut, Canada) in 2007, 2008 and 2009. Data include a total of 26 home ranges for 18 adult arctic foxes. Fox identity was used as random effect in all models. Model ranking was based on Maximum Likelihood estimation. *k* = Number of parameters. LogLik = log-likelihood.

Model (random factor: <i>Fox ID</i>)	<i>k</i>	LogLik	AIC _c	Δ AIC _c	AIC _c weight
Y = Normalized (Mean distance from home range)					
<i>Season + Goose * Lemming + Sex</i>	8	757.6	-1498.6	0.0	58.2%
<i>Season + Goose * Lemming</i>	7	756.2	-1497.9	0.7	41.6%
<i>Season</i>	4	746.8	-1485.4	13.2	0.1%
<i>Season * Sex + Goose + Lemming</i>	8	750.2	-1483.8	14.8	0.0%
<i>Season + Goose + Lemming + Sex</i>	7	748.4	-1482.4	16.2	0.0%
<i>Season * Goose + Lemming + Sex</i>	8	748.9	-1481.2	17.4	0.0%
<i>Goose * Lemming + Sex</i>	7	747.6	-1480.7	17.9	0.0%
<i>Season * Lemming + Goose</i>	7	747.6	-1480.7	17.9	0.0%
<i>Lemming * Goose</i>	6	745.6	-1478.9	19.7	0.0%
<i>Null (intercept and random factor only)</i>	3	737.4	-1468.8	29.8	0.0%
<i>Goose</i>	4	737.9	-1467.7	31.0	0.0%

Appendix 3.6 Results of linear mixed-effects model selection for the mean distance traveled from summer home range (HR_{dist}) during winter movements of 14 adult arctic foxes satellite tracked from July 2007 to September 2009, on Bylot Island, Nunavut, Canada. Data include 195 distinct winter foraging trips (i.e., trips outside the summer home range). Two individuals (F7 and M6) with extreme large-scale movements were not included in this model. Fox identity was used as random effect in all models, and response variable was normalized (see Material and Methods for details). Model ranking was based on Maximum Likelihood estimation. *k* = Number of parameters. LogLik = log-likelihood.

Appendix 4.1 Sample collection and preparation, and stable isotope analysis and diet reconstruction using mixing models

Sample collection

Case study #1 (Canada) – We collected samples from 2004 to 2008 on Bylot Island, Nunavut (73°N, 80°W), in the arctic zone. We captured arctic foxes in summer 2008 using padded foot-hold traps (model Softcatch # 1, Oneida Victor Ltd, USA). We collected 1 ml of blood from the cephalic vein from 69 individuals; one sample (i.e., one individual) was selected for this study. Prey samples (muscle) were opportunistically collected on freshly dead animals found at fox dens (lemming, goose, ringed seal) or obtained from local hunters (ringed seal). Goose eggs were obtained at fox dens.

Case study #2 (Russia) – We collected samples in 2007 near the Gulf of the Pechora, Nenetsky district (68°N, 53°E), in the arctic zone. The arctic fox sample (muscle) was obtained from a freshly-depredated sub-adult found in the field in mid-August. Hare samples (muscle) were collected from freshly dead carcasses found on fox dens. Root vole samples (muscle) were collected during snap-trapping for population monitoring and domestic reindeer samples (muscle) were obtained from local herders and from freshly-dead animals found in the field. Egg content of other prey species was sampled from unfertilized eggs.

Case study #3 (Norway) – We collected samples in 2007 and 2008 through snap-trapping carried out as part of a monitoring study on the Varanger Peninsula (70°N, 30°E), in the subarctic zone. The consumer sample and prey samples (muscle) were collected from animals killed during snap-trapping sessions performed in a concurrent study.

Sample preparation

After collection, all samples were stored in 70% ethanol. In the lab, they were frozen at -80°C (>2 h), and lyophilised or dried in an oven at 60°C (>48 h) and then powdered using a mortar and pestle or a mixer mill (MM301; Retsch GmbH and Co., Haan) and carbide beads.

After collection, all samples were stored in 70% ethanol. In the lab, they were frozen at -80°C (>2 h), and lyophilised or dried in an oven at 60°C (>48 h) and then powdered using a mortar and pestle. All lipid extractions were done through successive rinsing of powdered samples with 2:1 chloroform-methanol as a solvent, following the modified method of Bligh and Dyer (1959). Extractions were conducted either at the Stable Isotopes in Nature Laboratory (SINLAB), New Brunswick (Canadian samples) or at the department of biology, University of Tromsø, Norway (Russian and Norwegian samples). All samples were sent to the SINLAB for analyses and combusted in a Carlo Erba NC2500 Elemental Analyzer before delivery to a Finnigan Mat Delta Plus mass spectrometer (Thermo Finnigan, Bremen, Germany).

Isotopes measurements standards

Stable isotope ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) are expressed as ‰ of the deviation from isotopic ratios of international standards, i.e., Pee Dee Belemnite carbonate (PDB) for carbon and atmospheric air (AIR) for nitrogen.

$$X = [(R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}] \times 1000,$$

where X (expressed in ‰) is $\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$ and R is the absolute isotopic ratio, respectively $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

Analytical error is reported by providing measures of precision and accuracy (Jardine & Cunjak 2005). We evaluated the overall measurement precision by randomly duplicating a subset of our samples: it includes both errors of precision inherent in the mass spectrometer and within-sample variations due to lack of homogeneity of powdered samples. Average

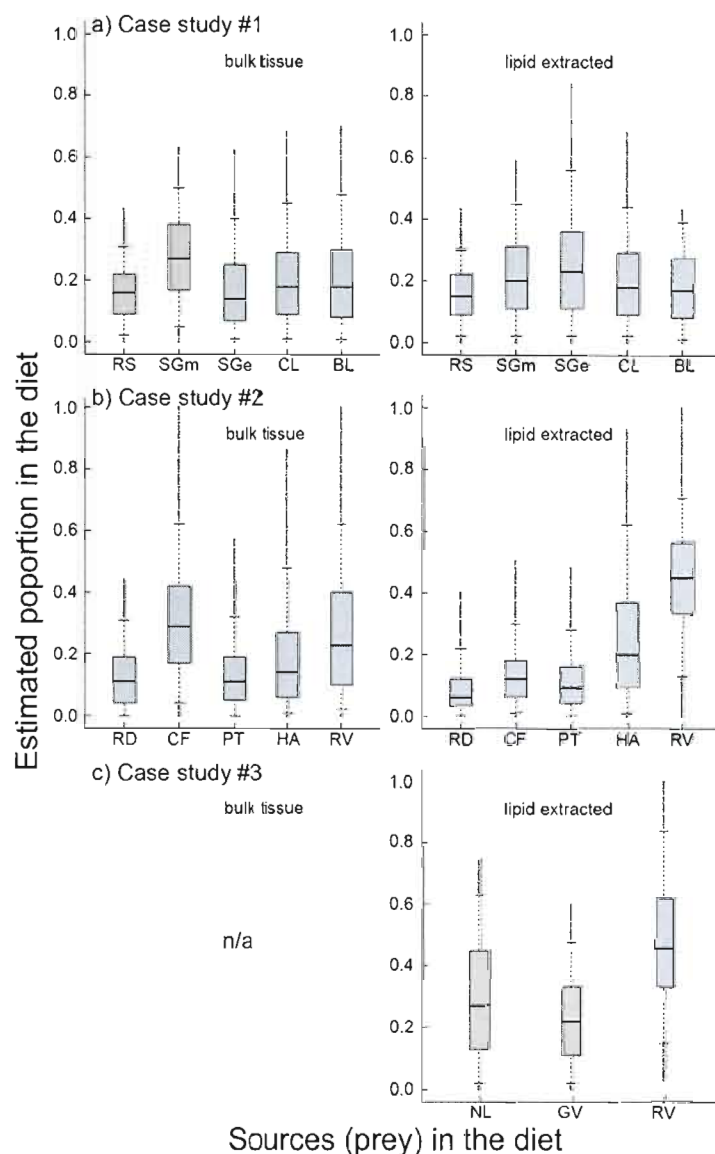
absolute difference between duplicates was $0.2 \pm 0.2\text{‰}$ SD ($n = 48$) for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. Accuracy was estimated at SINLAB with measurements of a commercially available standard (Nicotinamide, Elemental Microanalysis Ltd.; Target ratios: $\delta^{13}\text{C} = -34.2\text{‰}$ and $\delta^{15}\text{N} = -1.8$): mean $\delta^{13}\text{C} = -34.2 \pm 0.1\text{‰}$ SD and mean $\delta^{15}\text{N} = -1.8 \pm 0.1\text{‰}$ SD ($n = 33$). Precision was measured at SINLAB across runs using an internal smallmouth bass muscle standard: $\delta^{13}\text{C} = -23.3 \pm 0.1\text{‰}$ SD and $\delta^{15}\text{N} = 12.4 \pm 0.2\text{‰}$ SD ($n = 33$).

Mixing models and diet reconstruction - parameterization

We ran mixing models using the following parameters: *siar* (*iterations* = 2,100,000, *burnin* = 100,000, *thinby* = 20), Isosource (increment = 1%, tolerance = 1%). Details about the meaning and setting of these parameters are available in Parnell *et al.* (2008) and Philipps and Gregg (2003).

We used different consumer-source discrimination factors ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$) according to the species and tissue considered. For arctic fox tissues we used values available from the literature for a closely related species, the red fox, *Vulpes vulpes* (Roth & Hobson 2000): $\Delta^{13}\text{C} = +0.6\text{‰}$ and $\Delta^{15}\text{N} = +2.4\text{‰}$ for blood and $\Delta^{13}\text{C} = +1.1\text{‰}$ and $\Delta^{15}\text{N} = +3.6\text{‰}$ for muscle. Discrimination factors were not available in the literature for least weasel. Hence we derived discrimination factors using the best models available and following the Diet-Dependent Discrimination Factor method from Caut, Angulo and Courchamp (2009). They conducted a meta-analysis and found a significant relationship between the isotopic ratio of the diet and the carbon and nitrogen discrimination factors for various animal classes and tissues, including mammalian muscle ($\Delta^{13}\text{C}$: $R^2 = 0.51$ and $\Delta^{15}\text{N}$: $R^2 = 0.58$) (Caut *et al.* 2009). Based on the isotope ratios of the sources used in the Norwegian system, we derived the average discrimination factors for least weasel muscle: $\Delta^{13}\text{C} = +2.4\text{‰}$ (SD = 0.3‰) and $\Delta^{15}\text{N} = +3.6\text{‰}$ (SD = 0.2‰). To achieve this we used the following regression equations:

$$\Delta^{13}\text{C}_{\text{consumer}} = -0.336 \delta^{13}\text{C}_{\text{diet}} - 7.030 \text{ and } \Delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} = -0.214 \delta^{15}\text{N}_{\text{diet}} + 3.938$$



Appendix 4.2 Output distributions of the IsoSource mixing model applied to consumer and sources without lipid extraction (left) and with lipid extraction (right). Grey boxes define the 25th and 75th percentiles, as well as the median (black line) of the output distributions. Whiskers show the 5th and 95th percentiles and data points show the 100% extent of the distributions. The x-axis represents the various sources and the y-axis indicates their relative proportions in the diet. Model parameters were set as 1% (increment) and 1% (tolerance). For case study #3 (Norway), IsoSource could not calculate any solution for bulk samples, due to the configuration of the mixing space (Fig. 1c). **(a) Case study #1 (Canada):** RS, Ringed seal; SGm; Snow goose muscle; SGe, Snow goose egg; CL, Collared lemming; BL, Brown lemming. **(b) Case study #2 (Russia):** RD, Reindeer; CF, Charadriiform; PT, Ptarmigan; HA, Hare; RV, Root vole. **(c) Case study #3 (Norway):** NL, Norwegian lemming; GV, Grey-sided vole; RV, Root vole.

	2003	2004	2005	2006	2007	2008	TOTAL
Lemming index (nb/100 trap nights)	0.0	0.7	0.4	0.2	0.8	0.5	
Number of foxes sampled							
<i>Non-breeding</i>							
Female	0	0	2	5	1	1	9
Male	0	0	1	11	2	1	15
<i>Breeding</i>							
Female	1	2	2	2	10	7	24
Male	0	4	0	2	9	7	22
<i>Undetermined</i>							
Female	0	0	0	0	0	0	0
Male	0	1	2	0	0	1	4
TOTAL	1	7	7	20	22	17	74

Appendix 5.1 Number of samples collected for each year by reproductive status and sex of individual arctic foxes. The index of lemming relative abundance is also indicated for each year. Some foxes were recaptured (up to 3 times), hence the total number of individuals is 60 (see methods for details), for a total of 74 samples. Four samples (undetermined reproductive status) were not used in linear mixed models.

Prey type	April 2 nd half	May 1 st half 2 nd half	June 1 st half 2 nd half	July 1 st half 2 nd half	August 1 st half	References
Seal pups or carcasses						(Gagnon & Berteaux 2009)
Goose egg*						(Careau, Lecomte <i>et al.</i> 2008)
Goose muscle Early-summer						(Béty, Gauthier <i>et al.</i> 2001)
Goose muscle Mid-summer						(Béty <i>et al.</i> 2001)
Brown lemming						(Duchesne 2009)
Collared lemming						(Duchesne 2009)
Sea-ice presence						(Gagnon & Berteaux 2009)
Fox captures (<i>sample size</i>)			Spring sampling (<i>n</i> =16)	Early-summer sampling (<i>n</i> =33)	Mid-summer sampling (<i>n</i> =25)	
Corresponding fox diet periods	Spring	Early-summer	Mid-summer			

Prey type (<i>sample size</i>)	2003	2004	2005	2006	2007	2008
Seal pups or carcasses (<i>n</i> =7)	-	-	-	6	-	1
Goose egg* (<i>n</i> =17)	-	6	5	-	5	1
Goose muscle (<i>n</i> =18)	-	3	3	5	-	7
Brown lemming (<i>n</i> =24)	-	5	4	1	-	14
Collared lemming (<i>n</i> =14)	1	4	5	-	-	4

Appendix 5.2 Upper table : Summary of the dietary periods defined in the analyses (see text), based on the availability and the phenology of the various food sources. Based on this information, we determined which prey was included in the mixing models for foxes captured during each of the defined periods (Spring, Early- and Mid-summer). Isotopic ratios of carbon and nitrogen in whole blood samples represented the average diet of the previous month, hence the lag between the dietary periods and the corresponding sampling periods (fox captures). *Lower table :* Sample sizes for prey tissues used in dietary analyses.

* Eggs are available throughout the periods shown here, thanks to the caching behaviour of arctic foxes: eggs used in April and May are from the previous year (Careau *et al.* 2008)

Références bibliographiques

- A.C.I.A. 2005. Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press, 1042 p.
- Andersen, M., A.E. Derocher, Ø. Wiig & J. Aars 2008. Movements of two Svalbard polar bears recorded using geographical positioning system satellite transmitters. *Polar Biology*, **31**, 905-911.
- Anderson, O.R.J., R.A. Phillips, R.F. Shore, R.A.R. McGill, R.A. McDonald & S. Bearhop 2009. Diet, individual specialisation and breeding of brown skuas (*Catharacta antarctica lonnbergi*): an investigation using stable isotopes. *Polar Biology*, **32**, 27-33.
- Angerbjörn, A., B. Arvidson, E. Noren & L. Stromgren 1991. The effect of winter food on reproduction in the arctic fox, *Alopex lagopus* - a field experiment. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 705-714.
- Angerbjörn, A., P. Hersteinsson, K. Lidén & E. Nelson 1994. Dietary variation in arctic foxes (*Alopex lagopus*) - an analysis of stable carbon isotopes. *Oecologia*, **99**, 226-232.
- Angerbjörn, A., P. Hersteinsson & M. Tannerfeldt 2004. Consequences of resource predictability in the Arctic fox - two life history strategies. In *Biology And Conservation Of Wild Canids*. Pg., p. 163-172. Edited by D.W. MacDonald & I.C. Sillero-Zubiri, Oxford University Press, Oxford.
- Angerbjörn, A., J. Ströman & D. Becker 1997. Home range patterns in arctic foxes in Sweden. *Journal of Wildlife Research*, **2**, 9-14.
- Angerbjörn, A., M. Tannerfeldt, A. Bjarvall, M. Ericson, J. From & E. Noren 1995. Dynamics of the Arctic Fox Population in Sweden. *Annales Zoologici Fennici*, **32**, 55-68.
- Angerbjörn, A., M. Tannerfeldt & S. Erlinge 1999. Predator-prey relationships: arctic foxes and lemmings. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 34-49.
- Anthony, R.M. 1996. Den use by arctic foxes (*Alopex lagopus*) in a subarctic region of western alaska. *Canadian Journal of Zoology*, **74**, 627-631.
- Anthony, R.M. 1997. Home ranges and movements of arctic fox (*Alopex lagopus*) in Western Alaska. *Arctic*, **50**, 147-157.

- Araújo, M.S., E.G. Martins, L.D. Cruz, F.R. Fernandes, A.X. Linhares, S.F.d. Reis & P.R.G. Jr 2010. Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos*, **119**, 81-88.
- Arnold, T.W. 2010. Uninformative parameters and model selection using Akaike's Information Criterion. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 1175-1178.
- Atkinson, R.P.D., C.J. Rhodes, D.W. Macdonald & R.M. Anderson 2002. Scale-free dynamics in the movement patterns of jackals. *Oikos*, **98**, 134-140.
- Audet, A.M., C.B. Robbins & S. Larivière 2002. *Alopex lagopus*. *Mammalian Species*, **713**, 1-10.
- Austad, S. & R. Howard 1984. Introduction to the symposium: alternative reproductive tactics. *Integrative and Comparative Biology*, **24**, 307.
- Bartumeus, F., M.G.E. Da Luz, G.M. Viswanathan & J. Catalan 2005. Animal search strategies: A quantitative random-walk analysis. *Ecology*, **86**, 3078-3087.
- Bates, D. & M. Maechler 2010. Linear mixed-effects models using S4 classes. updated 2010/08/18, <http://cran.r-project.org>.
- Bearhop, S., C.E. Adams, S. Waldron, R.A. Fuller & H. Macleod 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1007-1012.
- Ben-David, M., R.W. Flynn & D.M. Schell 1997. Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis. *Oecologia*, **111**, 280-291.
- Bennett, P.M. & K.A. Hobson 2009. Trophic structure of a boreal forest arthropod community revealed by stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analyses. *Entomological Science*, **12**, 17-24.
- Berteaux, D. 2001. Use of estimators of home range size in ecological research. *Recent Research Developments in Ecology*, **1**, 59-67.
- Bêty, J., G. Gauthier, J.F. Giroux & E. Korpimäki 2001. Are goose nesting success and lemming cycles linked? Interplay between nest density and predators. *Oikos*, **93**, 388-400.
- Bêty, J., G. Gauthier, E. Korpimäki & J.-F. Giroux 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and Arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 88-98.
- Beyer, H.L. 2004. Hawth's analysis tools for ArcGIS. ArcGIS extension, accessed on 30 July 2009. www.spatialecology.com.

- Bligh, E.G. & W.J. Dyer 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, **37**, 911-917.
- Bliss, L.C., G.M. Courtin, D.L. Pattie, R.R. Riewe, D.W.A. Whitfield & P. Widden 1973. Arctic tundra ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 359-399.
- Bodin, N., F. Le Loc'h & C. Hily 2007. Effect of lipid removal on carbon and nitrogen stable isotope ratios in crustacean tissues. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **341**, 168-175.
- Bolnick, D.I., R. Svanbäck, M.S. Araújo & L. Persson 2007. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 10075-10079.
- Bolnick, D.I., R. Svanbäck, J.A. Fordyce, L.H. Yang, J.M. Davis, C.D. Hulsey & M.L. Forister 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, **161**, 1-28.
- Bolnick, D.I., L.H. Yang, J.A. Fordyce, J.M. Davis & R. Svanbäck 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, **83**, 2936-2941.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson 2002. *Model selection and multimodel inference : a practical information-theoretic approach*. Springer, New York. xxvi + 488 p.
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, **24**, 346-352.
- Caldwell, I.R. & V.O. Nams 2006. A compass without a map: tortuosity and orientation of eastern painted turtles (*Chrysemys picta picta*) released in unfamiliar territory. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 1129-1137.
- Calenge, C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, **197**, 516-519.
- Callaghan, T.V., L.O. Björn, Y. Chernov, T. Chapin, T.R. Christensen, B. Huntley, R.A. Ims, M. Johansson, D. Jolly, S. Jonasson, N. Matveyeva, N. Panikov, W. Oechel, G. Shaver, J. Elster, H. Henttonen, K. Laine, K. Taulavuori, E. Taulavuori & C. Zockler 2004a. Climate change and UV-B impacts on the arctic tundra and polar desert ecosystems: biodiversity, distributions and adaptations of arctic species in the context of environmental change. *Ambio*, **33**, 404-417.
- Callaghan, T.V., L.O. Björn, Y. Chernov, T. Chapin, T.R. Christensen, B. Huntley, R.A. Ims, M. Johansson, D. Jolly, S. Jonasson, N. Matveyeva, N. Panikov, W. Oechel, G. Shaver, S. Schaphoff, S. Sitch & C. Zockler 2004b. Climate change and UV-B Impacts on arctic tundra and polar desert ecosystems: synthesis of effects in four Arctic subregions. *Ambio*, **33**, 469-473.

- Canadian Ice Service 2009. Canadian digital regional ice charts. <http://glaces.ec.gc.ca>.
- Careau, V., J.-F. Giroux & D. Berteaux 2007. Cache and carry: hoarding behavior of arctic fox. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**, 87-96.
- Careau, V., N. Lecomte, J. Bêty, J.-F. Giroux, G. Gauthier & D. Berteaux 2008. Hoarding of pulsed resources: Temporal variations in egg-caching by arctic fox. *Ecoscience*, **15**, 268-276.
- Carmichael, L.E., G. Szor, D. Berteaux, M.A. Giroux, C. Cameron & C. Strobeck 2007. Free love in the far north: plural breeding and polyandry of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on Bylot Island, Nunavut. *Canadian Journal of Zoology*, **85**, 338-343.
- Carmichael, L.E., G. Szor, D. Berteaux, M.A. Giroux & C. Strobeck 2006. Free Love in the Far North: Plural Breeding, Polygyny, and Polyandry of Arctic Foxes (*Alopex lagopus*) on Bylot Island, Nunavut. *submitted*.
- Caut, S., E. Angulo & F. Courchamp 2008. Caution on isotopic model use for analyses of consumer diet. *Canadian Journal of Zoology*, **86**, 438-445.
- Caut, S., E. Angulo & F. Courchamp 2009. Variation in discrimination factors ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, **46**, 443-453.
- Chesemore, D.L. 1967. *Ecology of the arctic fox in northern and western Alaska*. MSc. Thesis, University of Alaska, Fairbanks, 146 p.
- Chesemore, D.L. 1968a. Distribution and movements of white foxes in northern and western Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, **46**, 849-854.
- Chesemore, D.L. 1968b. Notes on the food habits of Arctic foxes in northern Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, **46**, 1127-1130.
- Chitty, D. & C. Elton 1937. Canadian Arctic wild life enquiry, 1935-36. *Journal of Animal Ecology*, **6**, 368-385.
- Chitty, H. 1950. Canadian Arctic wild life enquiry, 1943-49: with a summary of results since 1933. *Journal of Animal Ecology*, **19**, 180-193.
- CLS 2008. Argos user's manual. www.argos-system.org.
- Costa, G.C., D.O. Mesquita, G.R. Colli & L.J. Vitt 2008. Niche expansion and the niche variation hypothesis: does the degree of individual variation increase in depauperate assemblages? *American Naturalist*, **172**, 868-877.
- Crawford, K., R.A. McDonald & S. Bearhop 2008. Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review*, **38**, 87-107.

- Croll, D.A., J.L. Maron, J.A. Estes, E.M. Danner & G.V. Byrd 2005. Introduced Predators Transform Subarctic Islands from Grassland to Tundra. *Science*, **307**, 1959-1961.
- Dalén, L., E. Fuglei, P. Hersteinsson, C.M.O. Kapel, J.D. Roth, G. Samelius, M. Tannerfeldt & A. Angerbjörn 2005. Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox. *Biological Journal of the Linnean Society*, **84**, 79-89.
- Dalén, L., A. Götherström, M. Tannerfeldt & A. Angerbjörn 2002. Is the endangered Fennoscandian arctic fox (*Alopex lagopus*) population genetically isolated? *Biological Conservation*, **105**, 171-178.
- Dalerum, F. & A. Angerbjörn 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, **144**, 647-658.
- Dalerum, F. & A. Angerbjörn 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, **144**, 647-658.
- Dalerum, F., M. Tannerfeldt, B. Elmhagen, D. Becker & A. Angerbjörn 2002. Distribution, morphology and use of arctic fox *Alopex lagopus* dens in Sweden. *Wildlife Biology*, **8**, 185-192.
- Darimont, C.T., P.C. Paquet & T.E. Reimchen 2009. Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 126-133.
- Darimont, C.T. & T.E. Reimchen 2002. Intra-hair stable isotope analysis implies seasonal shift to salmon in gray wolf diet. *Canadian Journal of Zoology*, **80**, 1638-1642.
- Dehn, L.A., E.H. Follmann, D.L. Thomas, G.G. Sheffield, C. Rosa, L.K. Duffy & T.M. O'Hara 2006. Trophic relationships in an Arctic food web and implications for trace metal transfer. *Science of the Total Environment*, **362**, 103-123.
- DeNiro, M.J. & S. Epstein 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid-synthesis. *Science*, **197**, 261-263.
- DeNiro, M.J. & S. Epstein 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **42**, 495-506.
- DeNiro, M.J. & S. Epstein 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **45**, 341-351.
- Dennard, S., B. McMeans & A. Fisk 2009. Preliminary assessment of Greenland halibut diet in Cumberland Sound using stable isotopes. *Polar Biology*, **32**, 941-945.
- Duchesne, D. 2009. *Sélection de l'habitat, reproduction et prédation hivernales chez les lemmings de l'Arctique*. Mémoire de M.Sc. Mémoire de M.Sc., Université Laval, Ste-Foy, xii + 89 p.

- Eberhardt, L.E., R.A. Garrott & W.C. Hanson 1983. Winter movements of Arctic foxes, *Alopex lagopus*, in a petroleum development area. *Canadian Field-Naturalist*, **97**, 66-70.
- Eberhardt, L.E. & W.C. Hanson 1978. Long-distance movements of arctic foxes tagged in northern Alaska. *Canadian Field-Naturalist*, **92**, 386-389.
- Eberhardt, L.E., W.C. Hanson, J.L. Bengtson, R.A. Garrott & E.E. Hanson 1982. Arctic fox home range characteristics in an oil-development area. *Journal of Wildlife Management*, **46**, 183-190.
- Edwards, A.M. 2008. Using likelihood to test for Levy flight search patterns and for general power-law distributions in nature. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1212-1222.
- Edwards, A.M., R.A. Phillips, N.W. Watkins, M.P. Freeman, E.J. Murphy, V. Afanasyev, S.V. Buldyrev, M.G.E. da Luz, E.P. Raposo, H.E. Stanley & G.M. Viswanathan 2007. Revisiting Levy flight search patterns of wandering albatrosses, bumblebees and deer. *Nature*, **449**, 1044-1048.
- Ehrich, D., A. Tarroux, J. Stien, N. Lecomte, S. Killengreen, D. Berteaux & N.G. Yoccoz 2010. Stable isotope analysis: modelling lipid normalization for muscle and eggs from arctic mammals and birds. *Methods in Ecology and Evolution*. online first: DOI 10.1111/j.2041-210X.2010.00047.x.
- Eide, N.E., P.M. Eid, P. Prestrud & J.E. Swenson 2005. Dietary responses of arctic foxes *Alopex lagopus* to changing prey availability across an Arctic landscape. *Wildlife Biology*, **11**, 109-121.
- Eide, N.E., J.U. Jepsen & P. Prestrud 2004. Spatial organization of reproductive arctic foxes *Alopex lagopus*: responses to changes in spatial and temporal availability of prey. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 1056-1068.
- Elmhagen, B., M. Tannerfeldt, P. Verucci & A. Angerbjörn 2000. The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology*, **251**, 139-149.
- Estes, J.A., M.L. Riedman, M.M. Staedler, M.T. Tinker & B.E. Lyon 2003. Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 144-155.
- Fauchald, P. & T. Tveraa 2006. Hierarchical patch dynamics and animal movement pattern. *Oecologia*, **V149**, 383-395.
- Ferguson, S.H., I. Stirling & P. McLoughlin 2005. Climate change and ringed seal (*Phoca hispida*) recruitment in western Hudson Bay. *Marine Mammal Science*, **21**, 121-135.
- Ferguson, S.H., M.K. Taylor & F. Messier 2000. Influence of sea ice dynamics on habitat selection by polar bears. *Ecology*, **81**, 761-772.

- Flaherty, E.A. & M. Ben-David 2010. Overlap and partitioning of the ecological and isotopic niches. *Oikos*, **119**, 1409-1416.
- Follmann, E.H. & P. Martin 1998. Feasibility of tracking arctic foxes in Northern Alaska using the Argos satellite system: preliminary results. *Biotelemetry*, **15**, 368-374.
- Ford, J.K.B., G.M. Ellis, L.G. Barrett-Lennard, A.B. Morton, R.S. Palm & K.C. Balcomb 1998. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal of Zoology*, **76**, 1456-1471.
- Forero, M.G., G.R. Bortolotti, K.A. Hobson, J.A. Donazar, M. Bertelotti & G. Blanco 2004. High trophic overlap within the seabird community of Argentinean Patagonia: a multiscale approach. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 789-801.
- Frafjord, K. 1993. Food-habits of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on the western coast of Svalbard. *Arctic*, **46**, 49-54.
- Frafjord, K. & P. Prestrud 1992. Home range and movements of Arctic foxes *Alopex lagopus* in Svalbard. *Polar Biology*, **12**, 519-526.
- Frame, P.F., D.S. Hik, H.D. Cluff & P.C. Paquet 2004. Long foraging movement of a denning tundra wolf. *Arctic*, **57**, 196-203.
- Freitas, C., K. Kovacs, R. Ims, M. Fedak & C. Lydersen 2008. Ringed seal post-moulting movement tactics and habitat selection. *Oecologia*, **155**, 193-204.
- Fuglei, E. & R.A. Ims 2008. Global warming and effects on the arctic fox. *Science Progress*, **91**, 175-191.
- Fuglei, E. & N.A. Øritsland 1999. Seasonal trends in body mass, food intake and resting metabolic rate, and induction of metabolic depression in arctic foxes (*Alopex lagopus*) at Svalbard. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, **169**, 361-369.
- Fuglei, E., N.A. Øritsland & P. Prestrud 2003. Local variation in arctic fox abundance on Svalbard, Norway. *Polar Biology*, **26**, 93-98.
- Furgal, C., K. Kovacs & S. Innes 1996. Characteristics of ringed seal, *Phoca hispida*, subnivean structures and breeding habitat and their effects on predation. *Canadian Journal of Zoology*, **74**, 858-874.
- Gagnon, C.-A. & D. Berteaux 2006. Integrating traditional ecological knowledge and environmental sciences into the management of Canada's national parks: a case study from Sirmilik, Northern Baffin Island. In *Climate change: linking traditional and scientific knowledge*. Edited by J. Oakes & R. Riewe, Univ. of Manitoba, Aboriginal Issues Press.

- Gagnon, C.-A. & D. Berteaux 2009. Integrating traditional ecological knowledge and ecological science: a question of scale. *Ecology and Society*, **14**, 19.
- Gannes, L.Z., D.M. O'Brien & C. Martínez del Río 1997. Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology*, **78**, 1271-1276.
- Garrott, R.A. & L.E. Eberhardt 1987. Arctic fox. In *Wild furbearer management and conservation in North America*, p. 395-406. Edited by M. Novak, J.A. Baker, M.E. Obbard & B. Malloch, Ministry of Natural Resources, Ontario.
- Gau, R.J., P.D. McLoughlin, R. Case, H.D. Cluff, R. Mulders & F. Messier 2004. Movements of subadult male Grizzly Bears, *Ursus arctos*, in the central Canadian Arctic. *Canadian Field-Naturalist*, **118**, 239-242.
- Gauthier, G., J. Bêty, J.F. Giroux & L. Rochefort 2004. Trophic interactions in a high Arctic snow goose colony. *Integrative and Comparative Biology*, **44**, 119-129.
- Gauthier, G., J. Bêty & K.A. Hobson 2003. Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology*, **84**, 3250-3264.
- Gauthier, G., L. Rochefort & A. Reed 1996. The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada*, **23**.
- Geffen, E., S. Waidyaratne, L. Dalén, A. Angerbjörn, C. Vila, P. Hersteinsson, E. Fuglei, P.A. White, M. Goltsman, C.M.O. Kapel & R.K. Wayne 2007. Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox. *Molecular Ecology*, **16**, 4241-4255.
- Gilg, O. 2002. The summer decline of the collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*, in high Arctic Greenland. *Oikos*, **99**, 499-510.
- Gilg, O., I. Hanski & B. Sittler 2003. Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science*, **302**, 866-868.
- Gilg, O., B. Sittler & I. Hanski 2009. Climate change and cyclic predator-prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology*, **15**, 2634-2652.
- Giroux, M.-A. 2007. *Effets des ressources allochtones sur une population de renards arctiques à l'Île Bylot, Nunavut, Canada*, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, vi+79 p.
- Goltsman, M., E.P. Kruchenkova, S. Sergeev, I. Volodin & D.W. Macdonald 2005. 'Island syndrome' in a population of arctic foxes (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island. *Journal of Zoology*, **267**, 405-418.
- Goszczyński, J. 2002. Home ranges in red fox: territoriality diminishes with increasing area. *Acta Theriologica*, **47**, 103-114.

- Grant, P.R., B.R. Grant, J.N.M. Smith, I.J. Abbott & L.K. Abbott 1976. Darwin's finches: population variation and natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **73**, 257-261.
- Gripenberg, S. & T. Roslin 2007. Up or down in space? Uniting the bottom-up versus top-down paradigm and spatial ecology. *Oikos*, **116**, 181-188.
- Gruyer, N., G. Gauthier & D. Berteaux 2008. Cyclic dynamics of sympatric lemming populations on Bylot Island, Nunavut, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, **86**, 910-917.
- Habran, S., C. Debier, D.E. Crocker, D.S. Houser, G. Lepoint, J.-M. Bouquegneau & K. Das 2010. Assessment of gestation, lactation and fasting on stable isotope ratios in northern elephant seals (*Mirounga angustirostris*). *Marine Mammal Science*, **26**, 880-895.
- Hambäck, P.A., L. Oksanen, P. Ekerholm, A. Lindgren, T. Oksanen & M. Schneider 2004. Predators indirectly protect tundra plants by reducing herbivore abundance. *Oikos*, **106**, 85-92.
- Hamill, M.O. 1983. *The arctic fox, Alopex lagopus, as a marine mammal : physical condition and population age structure*. M.Sc. Thesis, McGill University, vii + 72 p.
- Hansell, R.I.C., J.R. Malcolm, H. Welch, R.L. Jefferies & P.A. Scott 1998. Atmospheric change and biodiversity in the arctic. *Environmental Monitoring & Assessment*, **49**, 303-325.
- Hanski, I., L. Hansson & H. Henttonen 1991. Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 353-367.
- Hanski, I., H. Henttonen, E. Korpimäki, L. Oksanen & P. Turchin 2001. Small-rodent dynamics and predation. *Ecology*, **82**, 1505-1520.
- Harvey, F. 2008. *A primer of GIS: fundamental geographic and cartographic concepts*. The Guilford Press, New York. x + 310 p.
- Hatase, H., K. Sato, M. Yamaguchi, K. Takahashi & K. Tsukamoto 2006. Individual variation in feeding habitat use by adult female green sea turtles (*Chelonia mydas*): are they obligately neritic herbivores? *Oecologia*, **149**, 52-64.
- Hays, G.C., S. Akesson, B.J. Godley, P. Luschi & P. Santidrian 2001. The implications of location accuracy for the interpretation of satellite-tracking data. *Animal Behaviour*, **61**, 1035-1040.
- Hebblewhite, M. & D.T. Haydon 2010. Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2303-2312.

- Hersteinsson, P. & D.W. MacDonald 1982. Some comparisons between red and arctic foxes, *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*, as revealed by radio tracking. *Proceedings of the Royal Society of London*, **49**, 259-288.
- Hersteinsson, P. & D.W. Macdonald 1992. Interspecific competition and the geographical distribution of red and arctic foxes *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*. *Oikos*, **64**, 505-515.
- Hersteinsson, P. & D.W. Macdonald 1996. Diet of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland. *Journal of Zoology*, **240**, 457-474.
- Hobson, K.A. & R.G. Clark 1992. Assessing avian diets using stable isotopes - II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor*, **94**, 189-197.
- Hodkinson, I.D. & S.J. Coulson 2004. Are high Arctic terrestrial food chains really that simple? - The Bear Island food web revisited. *Oikos*, **106**, 427-431.
- Hoeinghaus, D.J. & S.C. Zeug 2008. Can stable isotopes ratios provide for community-wide measures of trophic structure ? Comment. *Ecology*, **89**, 2353-2357.
- Holyoak, M., R. Casagrandi, R. Nathan, E. Revilla & O. Spiegel 2008. Trends and missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 19060-19065.
- Høye, T.T., E. Post, H. Møltøfte, N.M. Schmidt & M.C. Forchhammer 2007. Rapid advancement of spring in the High Arctic. *Current Biology*, **17**, R449-R451.
- Humphries, N.E., N. Queiroz, J.R.M. Dyer, N.G. Pade, M.K. Musyl, K.M. Schaefer, D.W. Fuller, J.M. Brunnschweiler, T.K. Doyle, J.D.R. Houghton, G.C. Hays, C.S. Jones, L.R. Noble, V.J. Wearmouth, E.J. Southall & D.W. Sims 2010. Environmental context explains Lévy and Brownian movement patterns of marine predators. *Nature*, **465**, 1066-1069.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. In Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Vol. 22, 415-427 p.
- Huxel, G.R. & K. McCann 1998. Food web stability: The influence of trophic flows across habitats. *American Naturalist*, **152**, 460-469.
- Huxel, G.R., K. McCann & G.A. Polis 2002. Effects of partitioning allochthonous and autochthonous resources on food web stability. *Ecological Research*, **17**, 419-432.
- Ims, R.A. & H.P. Andreassen 2000. Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds. *Nature*, **408**, 194-196.
- Ims, R.A. & E. Fuglei 2005. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *Bioscience*, **55**, 311-322.

- Inger, R., G.D. Ruxton, J. Newton, K. Colhoun, J.A. Robinson, A.I. Jackson & S. Bearhop 2006. Temporal and intrapopulation variation in prey choice of wintering geese determined by stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1190-1200.
- Ingram, T., B. Matthews, C. Harrod, T. Stephens, J. Grey, R. Markel & A. Mazumder 2007. Lipid extraction has little effect on the $\delta^{15}\text{N}$ of aquatic consumers. *Limnology and Oceanography*, **5**, 338-343.
- Iossa, G., C.D. Soulsbury, P.J. Baker & S. Harris 2008. Body mass, territory size, and life-history tactics in a socially monogamous canid, the red fox *Vulpes vulpes*. *Journal of Mammalogy*, **89**, 1481-1490.
- Jaeger, A., V.J. Lecomte, H. Weimerskirch, P. Richard & Y. Cherel 2010. Seabird satellite tracking validates the use of latitudinal isoscapes to depict predators' foraging areas in the Southern Ocean. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **24**, 3456-3460.
- Jardine, T.D. & R.A. Cunjak 2005. Analytical error in stable isotope ecology. *Oecologia*, **144**, 528-533.
- Jefferies, R.L. 2000. Allochthonous inputs: integrating population changes and food-web dynamics. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 19-22.
- Jepsen, J.U., N.E. Eide, P. Prestrud & L.B. Jacobsen 2002. The importance of prey distribution in habitat use by arctic foxes (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology*, **80**, 418-429.
- Johnson, D.D.P., R. Kays, P.G. Blackwell & D.W. Macdonald 2002. Does the resource dispersion hypothesis explain group living? *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 563-570.
- Jouventin, P. & H. Weimerskirch 1990. Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature*, **343**, 746-748.
- Kaikusalo, A. & A. Angerbjörn 1995. The arctic fox population in Finnish Lapland during 30 years, 1964-93. *Annales Zoologici Fennici*, **32**, 69-77.
- Kapel, C.M.O. 1999. Diet of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Greenland. *Arctic*, **52**, 289-293.
- Keating, K.A., W.G. Brewster & C.H. Key 1991. Satellite telemetry: performance of animal-tracking systems. *The Journal of Wildlife Management*, **55**, 160-171.
- Kelly, B., J.B. Dempson & M. Power 2006. The effects of preservation on fish tissue stable isotope signatures. *Journal of Fish Biology*, **69**, 1595-1611.
- Kelly, J.F. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology [Review]. *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 1-27.

- Kernohan, B.J., R.A. Gitzen & J.J. Millspaugh 2001. Analysis of animal space use and movements. *In Radio tracking and animal populations*, p. 126–166. Edited by J.J. Millspaugh & J.M. Marzluff, Academic Press, San Diego, California, USA.
- Kerr, J.T., H.M. Kharouba & D.J. Currie 2007. The macroecological contribution to global change solutions. *Science*, **316**, 1581–1584.
- Kiljunen, M., J. Grey, T. Sinisalo, C. Harrod, H. Immonen & R.I. Jones 2006. A revised model for lipid-normalizing $\delta^{13}\text{C}$ values from aquatic organisms, with implications for isotope mixing models. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1213–1222.
- Kojadinovic, J., P. Richard, M. Le Corre, R.P. Cosson & P. Bustamante 2008. Effects of lipid extraction on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in seabird muscle, liver and feathers. *Waterbirds*, **31**, 169–178.
- Krebs, C.J. 2001. *Ecology : the experimental analysis of distribution and abundance*. 5th edn. Benjamin Cummings, San Francisco. xx + 695 p.
- Krebs, C.J., K. Danell, A. Angerbjörn, J. Agrell, D. Berteaux, K.A. Bråthen, O. Danell, S. Erlinge, V. Fedorov, K. Fredga, J. Hjältén, G. Högstedt, I.S. Jónsdóttir, A.J. Kenney, N. Kjellén, T. Nordin, H. Roininen, M. Svensson, M. Tannerfeldt & C. Wiklund 2003. Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 827–843.
- Krebs, C.J., A.J. Kenney, S. Gilbert, K. Danell, A. Angerbjörn, S. Erlinge, R.G. Bromley, C. Shank & S. Carriere 2002. Synchrony in lemming and vole populations in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, **80**, 1323–1333.
- Kurle, C.M. 2002. Stable-isotope ratios of blood components from captive northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and their diet: applications for studying the foraging ecology of wild otariids. *Canadian Journal of Zoology*, **80**, 902–909.
- Landa, A., O. Strand, J.D.C. Linnell & T. Skogland 1998. Home-range sizes and altitude selection for arctic foxes and wolverines in an alpine environment. *Canadian Journal of Zoology*, **76**, 448–457.
- Layman, C.A., D.A. Arrington, C.G. Montana & D.M. Post 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, **88**, 42–48.
- Lecomte, N., Ø. Ahlstrøm, D. Ehrich, E. Fuglei, R.A. Ims & N.G. Yoccoz 2011. Intrapopulation variability shaping isotope discrimination and turnover: experimental evidence in arctic foxes. *PLoS ONE*, **6**, e21357.
- Lepage, D., D. Nettleship & A. Reed 1998. Birds of Bylot Island and adjacent Baffin Island, Northwest Territories, Canada, 1979 to 1997. *Arctic*, **51**, 125.

- Leroux, S.J. & M. Loreau 2008. Subsidy hypothesis and strength of trophic cascades across ecosystems. *Ecology Letters*, **11**, 1147-1156.
- Logan, J.M., T.D. Jardine, T.J. Miller, S.E. Bunn, R.A. Cunjak & M.E. Lutcavage 2008. Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 838-846.
- Lucherini, M. & S. Lovari 1996. Habitat richness affects home range size in the red fox *Vulpes vulpes*. *Behavioural Processes*, **36**, 103-105.
- Macdonald, D.W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, **301**, 379-384.
- Macpherson, A.H. 1968. Apparent recovery of translocated arctic fox. *Canadian Field-Naturalist*, **82**, 287-289.
- Macpherson, A.H. 1969. The dynamics of Canadian arctic fox populations. Dept. of Indian Affairs and Northern Development, Ottawa, 52 p.
- Maher, C.R. & D.F. Lott 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour*, **49**, 1581-1597.
- Maher, C.R. & D.F. Lott 2000. A review of ecological determinants of territoriality within vertebrate species. *American Midland Naturalist*, **143**, 1-29.
- Martínez del Río, C., N. Wolf, S.A. Carleton & L.Z. Gannes 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews*, **84**, 91-111.
- Mateo, M.A., O. Serrano, L. Serrano & R.H. Michener 2008. Effects of sample preparation on stable isotope ratios of carbon and nitrogen in marine invertebrates: implications for food web studies using stable isotopes. *Oecologia*, **157**, 105-115.
- Matich, P., M.R. Heithaus & C.A. Layman 2010. Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *Journal of Animal Ecology*, online first, doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01753.x.
- Matthews, B. & A. Mazumder 2004. A critical evaluation of intrapopulation variation of $\delta^{13}\text{C}$ and isotopic evidence of individual specialization. *Oecologia*, **140**, 361-371.
- McCarthy, M.A. 2007. *Bayesian methods for ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. xiii, 296 p. p.
- McConnaughey, T. & C.P. McRoy 1979. Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Marine Biology*, **53**, 257-262.
- McLoughlin, P.D., L.R. Walton, H.D. Cluff, P.C. Paquet & M.A. Ramsay 2004. Hierarchical habitat selection by tundra wolves. *Journal of Mammalogy*, **85**, 576-580.

- Mech, L.D. 1994. Regular and homeward travel speeds of arctic wolves. *Journal of Mammalogy*, **75**, 741-742.
- Miller-Rushing, A.J., T.T. Høye, D.W. Inouye & E. Post 2010. The effects of phenological mismatches on demography. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 3177-3186.
- Mintenbeck, K., T. Brey, U. Jacob, R. Knust & U. Struck 2008. How to account for the lipid effect on carbon stable-isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$): sample treatment effects and model bias. *Journal of Fish Biology*, **72**, 815-830.
- Moore, J.W. & B.X. Semmens 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters*, **11**, 470-480.
- Morrisette, M., J. Bêty, G. Gauthier, A. Reed & J. Lefebvre 2010. Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos*, **119**, 1181-1191.
- Moss, E. 2006. *Dietary shifts from the Red fox (Vulpes vulpes) in a sub-arctic ecosystem*. M.Sc. Thesis, Department of Life Sciences, Napier University, Edinburgh, Scotland, 22 p.
- Murry, B.A., J.M. Farrell, M.A. Teece & P.M. Smyntek 2006. Effect of lipid extraction on the interpretation of fish community trophic relationships determined by stable carbon and nitrogen isotopes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63**, 2167-2172.
- Newsome, S.D., C. Martínez del Río, S. Bearhop & D.L. Phillips 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**, 429-436.
- Newsome, S.D., M.T. Tinker, D.H. Monson, O.T. Oftedal, K. Ralls, M.M. Staedler, M.L. Fogel & J.A. Estes 2009. Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology*, **90**, 961-974.
- Norén, K., A. Angerbjörn & P. Hersteinsson 2009. Population structure in an isolated Arctic fox, *Vulpes lagopus*, population: the impact of geographical barriers. *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 18-26.
- Northcott, T. 1975. Long-distance movement of an arctic fox in Newfoundland. *Canadian Field-Naturalist*, **89**, 464-465.
- Oksanen, L. 1983. Trophic Exploitation and Arctic Phytomass Patterns. *American Naturalist*, **122**, 45-52.
- Oksanen, L., S. Fretwell, J. Arruda & P. Niemela 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist*, **118**, 240-261.

- Oksanen, L. & T. Oksanen 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *American Naturalist*, **155**, 703-723.
- Oksanen, T., L. Oksanen, M. Schneider & M. Aunapuu 2001. Regulation, cycles and stability in northern carnivore-herbivore systems: back to first principles. *Oikos*, **94**, 101-117.
- Oppel, S., R.N. Federer, D.M. O'Brien, A.N. Powell & T.E. Hollmén 2010. Effects of lipid extraction on stable isotope ratios in avian egg yolk: is arithmetic correction a reliable alternative? *The Auk*, **127**, 72-78.
- Pamperin, N., E. Follmann & B. Person 2008. Sea-ice use by arctic foxes in northern Alaska. *Polar Biology*, **31**, 1421-1426.
- Parnell, A., R. Inger, S. Bearhop & A.L. Jackson 2008. SIAR: Stable Isotope Analysis in R. <http://cran.r-project.org/web/packages/siar>
- Parnell, A.C., R. Inger, S. Bearhop & A.L. Jackson 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE*, **5**, e9672.
- Pearce-Higgins, J.W., P. Dennis, M.J. Whittingham & D.W. Yalden 2010. Impacts of climate on prey abundance account for fluctuations in a population of a northern wader at the southern edge of its range. *Global Change Biology*, **16**, 12-23.
- Peterson, B.J. & B. Fry 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 293-320.
- Phillips, D.L. & J.W. Gregg 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, **136**, 261-269.
- Phillips, D.L. & P.L. Koch 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, **130**, 114-125.
- Phillips, R.A., P. Catry, J.R.D. Silk, S. Bearhop, R. McGill, V. Afanasyev & I.J. Strange 2007. Movements, winter distribution and activity patterns of Falkland and brown skuas: insights from loggers and isotopes. *Marine Ecology-Progress Series*, **345**, 281-291.
- Pinheiro, J.C. & D.M. Bates 2000. *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer, New York. xvi + 528 p.
- Pocock, R.I. 1912. On the moulting of an arctic fox (*Vulpes lagopus*) in the society's garden. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **55-60**.
- Podlesak, D.W. & S.R. McWilliams 2006. Metabolic routing of dietary nutrients in birds: effects of diet quality and macronutrient composition revealed using stable isotopes. *Physiological and Biochemical Zoology*, **79**, 534-549.

- Polis, G., W. Anderson & R. Holt 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 289-316.
- Polis, G.A. 1984. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *American Naturalist*, **123**, 541-564.
- Polis, G.A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos*, **86**, 3-15.
- Polis, G.A. & S.D. Hurd 1996. Linking marine and terrestrial food webs: Allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *American Naturalist*, **147**, 396-423.
- Polischuk, S.C., K.A. Hobson & M.A. Ramsay 2001. Use of stable-carbon and -nitrogen isotopes to assess weaning and fasting in female polar bears and their cubs. *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 499-511.
- Pond, C.M., C.A. Mattacks & P. Prestrud 1995. Variability in the distribution and composition of adipose tissue in wild arctic foxes (*Alopex lagopus*) on Svalbard. *Journal of Zoology*, **236**, 593-610.
- Post, D.M. 2002a. The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 269-277.
- Post, D.M. 2002b. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, **83**, 703-718.
- Post, D.M., C.A. Layman, D.A. Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochi & C.G. Montana 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, **152**, 179-189.
- Post, E., M.C. Forchhammer, M.S. Bret-Harte, T.V. Callaghan, T.R. Christensen, B. Elberling, A.D. Fox, O. Gilg, D.S. Hik, T.T. Høye, R.A. Ims, E. Jeppesen, D.R. Klein, J. Madsen, A.D. McGuire, S. Rysgaard, D.E. Schindler, I. Stirling, M.P. Tamstorf, N.J.C. Tyler, R. van der Wal, J. Welker, P.A. Wookey, N.M. Schmidt & P. Aastrup 2009. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science*, **325**, 1355-1358.
- Powell, R.A. 1979. Ecological energetics and foraging strategies of the fisher (*Martes pennanti*). *Journal of Animal Ecology*, **48**, 195-212.
- Powell, R.A. & G. Proulx 2003. Trapping and marking terrestrial mammals for research: Integrating ethics, performance criteria, techniques, and common sense. *ILAR Journal*, **44**, 259-276.

- Prestrud, P. 1991. Adaptations by the arctic fox (*Alopex lagopus*) to the polar winter. *Arctic*, **44**, 132-138.
- Prestrud, P. 1992. Denning and home-range characteristics of breeding arctic foxes in Svalbard. *Canadian Journal of Zoology*, **70**, 1276-1283.
- Prestrud, P. & C.M. Pond 2003. Fat indices of arctic foxes *Alopex lagopus* in Svalbard. *Wildlife Biology*, **9**, 193-197.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 523-575.
- R Development Core Team 2010. R: a language and environment for statistical computing. version 2.11.1 (2010-05-31). <http://www.r-project.org/>
- Reed, A., R.J. Hughes & H. Boyd 2002. Patterns of distribution and abundance of Greater Snow Geese on Bylot Island, Nunavut, Canada, 1983-1998. *Wildfowl*, 53-66.
- Reynolds, A.M. & C.J. Rhodes 2009. The Lévy flight paradigm: random search patterns and mechanisms. *Ecology*, **90**, 877-887.
- Ricca, M.A., A.K. Miles, R.G. Anthony, X. Deng & S.S.O. Hung 2007. Effect of lipid extraction on analyses of stable carbon and stable nitrogen isotopes in coastal organisms of the Aleutian archipelago. *Canadian Journal of Zoology*, **85**, 40-48.
- Ritz, C. & A.-N. Spiess 2008. qpcR: an R package for sigmoidal model selection in quantitative real-time polymerase chain reaction analysis. *Bioinformatics*, **24**, 1549-1551.
- Roth, J.D. 1998. *The role of marine resources in Arctic fox population dynamics : insights from stable isotopes*. PhD Thesis, University of Minnesota, viii + 96 p.
- Roth, J.D. 2002. Temporal variability in arctic fox diet as reflected in stable-carbon isotopes; the importance of sea ice. *Oecologia*, **133**, 70-77.
- Roth, J.D. 2003. Variability in marine resources affects arctic fox population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 668-676.
- Roth, J.D. & K.A. Hobson 2000. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissue of captive red fox: implications for dietary reconstruction. *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 848-852.
- Said, S., J.M. Gaillard, O. Widmer, F. Debias, G. Bourgoïn, D. Delorme & C. Roux 2009. What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos*, **118**, 1299-1306.

- Sale, M.G. & J.P.Y. Arnould 2009. Spatial and temporal organization in the swamp antechinus: comparison between island and mainland populations. *Journal of Mammalogy*, **90**, 347-355.
- Samelius, G. 2006. *Foraging behaviours and population dynamics of arctic foxes*. PhD Thesis, University of Saskatchewan, Saskatoon. x + 93 p.
- Samelius, G. & R.T. Alisauskas 2000. Foraging patterns of arctic foxes at a large arctic goose colony. *Arctic*, **53**, 279-288.
- Samelius, G., R.T. Alisauskas, K.A. Hobson & S. Larivière 2007. Prolonging the arctic pulse: long-term exploitation of cached eggs by arctic foxes when lemmings are scarce. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 873-880.
- Samelius, G. & M. Lee 1998. Arctic Fox, *Alopex lagopus*, predation on Lesser Snow Geese, *Chen caerulescens*, and their eggs. *Canadian Field-Naturalist*, **112**, 700-701.
- Schlechtriem, C., U. Focken & K. Becker 2003. Effect of different lipid extraction methods on $\delta^{13}\text{C}$ of lipid and lipid-free fractions of fish and different fish feeds. *Isotopes in Environmental and Health Studies*, **39**, 135-140.
- Schmitz, O.J., E. Post, C.E. Burns & K.M. Johnston 2003. Ecosystem responses to global climate change: moving beyond color mapping. *Bioscience*, **53**, 1199-1205.
- Schradin, C., G. Schmohl, H.G. Rödel, I. Schoepf, S.M. Treffler, J. Brenner, M. Bleeker, M. Schubert, B. König & N. Pillay 2010. Female home range size is regulated by resource distribution and intraspecific competition: a long-term field study. *Animal Behaviour*, **79**, 195-203.
- Sdobnikov, V.M. 1940. Experiments on mass marking of arctic foxes [in Russian]. *Problemy Arktiki*, **12**, 106-110.
- Semmens, B., E. Ward, J. Moore & C. Darimont 2009. Quantifying inter- and intra-population niche variability using hierarchical Bayesian stable isotope mixing models. *PLoS ONE*, **4** e6187.
- Sims, D.W., D. Righton & J.W. Pitchford 2007. Minimizing errors in identifying Levy flight behaviour of organisms. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 222-229.
- Sklepkovych, B.O. & W.A. Montevecchi 1996. Food availability and food hoarding behaviour by red and arctic foxes. *Arctic*, **49**, 228-234.
- Smith, C.C. & O.J. Reichman 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 329-351.
- Smith, T.G. 1976. Predation of ringed seal pups (*Phoca hispida*) by the arctic fox (*Alopex lagopus*). *Canadian Journal of Zoology*, **54**, 1610-1616.

- Sørenseide, J.E., T. Tamelander, H. Hop, K.A. Hobson & I. Johansen 2006. Sample preparation effects on stable C and N isotope values: a comparison of methods in Arctic marine food web studies. *Marine Ecology Progress Series*, **328**, 17-28.
- Sotiropoulos, M.A., W.M. Tonn & L.I. Wassenaar 2004. Effects of lipid extraction on stable carbon and nitrogen isotope analyses of fish tissues: potential consequences for food web studies. *Ecology of Freshwater Fish*, **13**, 155-160.
- Spiller, D.A., J. Piovato-Scott, A.N. Wright, L.H. Yang, G. Takimoto, T.W. Schoener & T. Iwata 2010. Marine subsidies have multiple effects on coastal food webs. *Ecology*, **91**, 1424-1434.
- Spong, G. 2002. Space use in lions, *Panthera leo*, in the Selous Game Reserve: social and ecological factors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **52**, 303-307.
- Stapp, P. & G.A. Polis 2003. Marine resources subsidize insular rodent populations in the Gulf of California, Mexico. *Oecologia*, **134**, 496-504.
- Stickney, A.A. 1989. *The foraging behavior, habitat use, and diet of arctic foxes (Alopex lagopus) in a goose nesting area near Kokechik Bay, Alaska*, University of Alaska, Fairbanks, Fairbanks.
- Stirling, I. & T. Smith 2004. Implications of warm temperatures and an unusual rain event for the survival of ringed seals on the coast of southeastern Baffin Island. *Arctic*, **57**, 59.
- Strand, O., A. Landa, J.D.C. Linnell, B. Zimmermann & T. Skogland 2000. Social organization and parental behavior in the arctic fox. *Journal of Mammalogy*, **81**, 223-233.
- Strand, O., J.D.C. Linnell, S. Krogstad & B. Landa 1999. Dietary and reproductive responses of arctic foxes to changes in small rodent abundance. *Arctic*, **52**, 272-278.
- Svanbäck, R. & D.I. Bolnick 2005. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research*, **7**, 993-1012.
- Svanbäck, R. & D.I. Bolnick 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 839-844.
- Svanbäck, R., P. Eklöv, R. Fransson & K. Holmgren 2008. Intraspecific competition drives multiple species resource polymorphism in fish communities. *Oikos*, **117**, 114-124.
- Sweeting, C.J., N.V.C. Polunin & S. Jennings 2006. Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **20**, 595-601.

- Szepanski, M.M., M. Ben-David & V. Van Ballenberghe 1999. Assessment of anadromous salmon resources in the diet of the Alexander Archipelago wolf using stable isotope analysis. *Oecologia*, **120**, 327-335.
- Szor, G. 2006. *Sélection des sites de tanières et des tanières de reproduction chez le renard arctique à l'Île Bylot, Nunavut*. Master, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 80 p.
- Szor, G., D. Berteaux & G. Gauthier 2008. Finding the right home: distribution of food resources and terrain characteristics influence selection of denning sites and reproductive dens in arctic foxes. *Polar Biology*, **31**, 351-362.
- Tang, C., C. Ross, T. Yao, B. Petrie, B. DeTracey & E. Dunlap 2004. The circulation, water masses and sea-ice of Baffin Bay. *Progress in Oceanography*, **63**, 183-228.
- Tannerfeldt, M. & A. Angerbjörn 1996. Life history strategies in a fluctuating environment: establishment and reproductive success in the arctic fox. *Ecography*, **19**, 209-220.
- Tannerfeldt, M. & A. Angerbjörn 1998. Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox. *Oikos*, **83**, 545-559.
- Tannerfeldt, M., A. Moehrensclager & A. Angerbjörn 2003. Den ecology of swift, kit and arctic foxes: a review. In *Ecology and conservation of swift foxes in a changing world*, p. 167-181. Edited by M.A. Sovada & L.N. Carbyn, Canadian Plains Research Center, Regina, Saskatchewan, Canada.
- Tarroux, A., D. Berteaux & J. Bêty 2010a. Northern nomads: ability for extensive movements in adult arctic foxes. *Polar Biology*, **33**, 1021-1026.
- Tarroux, A., D. Ehrich, N. Lecomte, T.D. Jardine, J. Bêty & D. Berteaux 2010b. Sensitivity of stable isotope mixing models to variation in isotopic ratios: evaluating consequences of lipid extraction. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 231-241.
- Therrien, J.-F., G. Gauthier & J. Bêty 2011. An avian terrestrial predator of the Arctic relies on the marine ecosystem during winter. *Journal of Avian Biology*, **in press**.
- Tsukada, H. 1997. A division between foraging range and territory related to food distribution in the red fox. *Journal of Ethology*, **15**, 27-37.
- Turchin, P., L. Oksanen, P. Ekerholm, T. Oksanen & H. Henttonen 2000. Are lemmings prey or predators? *Nature*, **405**, 562-565.
- Turner, T.F., M.L. Collyer & T.J. Krabbenhoft 2010. A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology*, **91**, 2227-2233.

- Underwood, L. & J.A. Musher 1983. Arctic fox. In *Wild mammals of North America: biology, management, and economics*, p. 491-502. Edited by J.A. Chapman & G.A. Feldhamer, The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Urton, E.J.M. & K.A. Hobson 2005. Intrapopulation variation in gray wolf isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) profiles: implications for the ecology of individuals. *Oecologia*, **145**, 317-326.
- Van der Putten, W.H., M. Macel & M.E. Visser 2010. Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 2025-2034.
- Van der Wal, R. & D.O. Hessen 2009. Analogous aquatic and terrestrial food webs in the high Arctic: The structuring force of a harsh climate. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **11**, 231-240.
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist*, **99**, 377-390.
- Vander Wall, S.B. 1990. *Food hoarding in animals*. University of Chicago Press, Chicago. xii, 445 p. p.
- Vincent, C., B.J. McConnell, V. Ridoux & M.A. Fedak 2002. Assessment of Argos location accuracy from satellite tags deployed on captive gray seals. *Marine Mammal Science*, **18**, 156-166.
- Viswanathan, G.M. 2010. Fish in Levy-flight foraging. *Nature*, **465**, 1018-1019.
- Viswanathan, G.M., V. Afanasyev, S.V. Buldyrev, S. Havlin, M.G.E. da Luz, E.P. Raposo & H.E. Stanley 2000. Levy flights in random searches. *Physica a-Statistical Mechanics and Its Applications*, **282**, 1-12.
- Viswanathan, G.M., V. Afanasyev, S.V. Buldyrev, S. Havlin, M.G.E. da Luz, E.P. Raposo & H.E. Stanley 2001. Levy flights search patterns of biological organisms. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, **295**, 85-88.
- Viswanathan, G.M., S.V. Buldyrev, S. Havlin, M.G.E. da Luz, E.P. Raposo & H.E. Stanley 1999. Optimizing the success of random searches. *Nature*, **401**, 911-914.
- Voigt, C., K. Rex, R. Michener & J. Speakman 2008. Nutrient routing in omnivorous animals tracked by stable carbon isotopes in tissue and exhaled breath. *Oecologia*, **157**, 31-40.
- von Schantz, T. 1984a. Carnivore social behaviour - does it need patches? *Nature*, **307**, 389-390.

- von Schantz, T. 1984b. Spacing strategies, kin selection, and population regulation in altricial vertebrates. *Oikos*, **42**, 48-58.
- Votier, S.C., S. Bearhop, M.J. Witt, R. Inger, D. Thompson & J. Newton 2010. Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 487-497.
- Wabakken, P., H. Sand, I. Kojola, B. Zimmermann, J.M. Arnemo, H.C. Pedersen & O. Liberg 2007. Multistage, long-range natal dispersal by a global positioning system-collared Scandinavian wolf. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 1631-1634.
- Walton, L.R., H.D. Cluff, P.C. Paquet & M.A. Ramsay 2001. Movement patterns of barren-ground wolves in the central Canadian Arctic. *Journal of Mammalogy*, **82**, 867-876.
- White, G.C. & R.A. Garrott 1990. *Analysis of wildlife radio-tracking data*. Academic Press, San Diego. xiii, 383 p.
- Wiig, Ø., E.W. Born & L.T. Pedersen 2003. Movements of female polar bears (*Ursus maritimus*) in the East Greenland pack ice. *Polar Biology*, **26**, 509-516.
- Willson, J.D., C.T. Winne, M.A. Pilgrim, C.S. Romanek & J.W. Gibbons 2010. Seasonal variation in terrestrial resource subsidies influences trophic niche width and overlap in two aquatic snake species: a stable isotope approach. *Oikos*, **119**, 1161-1171.
- Wilson, D.J. & R.G. Bromley 2001. Functional and numerical responses of predators to cyclic lemming abundance: effects on loss of goose nests. *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 525-532.
- Wolf, N., S.A. Carleton & C. Martínez del Río 2009. Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Functional Ecology*, **23**, 17-26.
- Wood, S. 2006. *Generalized additive models: an introduction with R*. Chapman & Hall/CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. xviii +391 p.
- Wrigley, R.E. & D.R.M. Hatch 1976. Arctic fox migrations in Manitoba. *Arctic*, **29**, 147-158.
- Ydenberg, R.C. 1987. Nomadic predators and geographical synchrony in microtine population cycles. *Oikos*, **50**, 270-272.
- Yodzis, P. 1984. Energy flow and the vertical structure of real ecosystems. *Oecologia*, **65**, 86-88.
- Young, J.K. & J.A. Shivik 2006. What carnivore biologists can learn from bugs, birds, and beavers: a review of spatial theories. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 1703-1711.

- Zakrzewski, M., M. Lieser & B. Sittler 1999. Zur Raumnutzung eines Polarfuchspaars (*Alopex lagopus*) in zwei aufeinanderfolgenden Sommern in Nordost-Grönland. *European Journal of Wildlife Research*, **45**, 134-138.
- Zeug, S.C. & K.O. Winemiller 2008. Evidence supporting the importance of terrestrial carbon in a large-river food web. *Ecology*, **89**, 1733-1743.
- Zollner, P.A. & S.L. Lima 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology*, **80**, 1019-1030.
- Zoltai, S., K. McCormick & G. Scotter 1983. A natural resource survey of Bylot Island and adjacent Baffin Island, Northwest Territories. Rapport non-publié réalisé par le Service Canadien de la Faune pour Parcs Canada. Ottawa, Ont., 176 p.